

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana životního prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



**Biodiverzita vyšších rostlin na výškovém gradientu
středohor ovlivněných velkoplošnou disturbancí**

Biodiversity of plants on elevation gradient in Central European mountains after
large scale disturbances

Tereza Čermáková

Školitelka: RNDr. Zdenka Křenová, Ph.D.

Bakalářská práce

Květen 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Předložená tištěná verze BP je totožná s elektronickou verzí vloženou do SIS.

V Praze dne

.....
Tereza Čermáková

Děkuji své školitelce RNDr. Zdence Křenové, Ph.D. za ochotu vést mou bakalářskou práci, za statistické zpracování a za veškerou pomoc a čas, který mi věnovala. Dále bych chtěla poděkovat Prof. RNDr. Pavlu Kindlmannovi DrSc. a Ing. Karlu Matějkovi za konzultace a rady ke směřování práce. Děkuji též Správě národního parku Bavorský les za poskytnutá data. Na závěr bych chtěla poděkovat mé rodině, která mi po celou dobu zpracování byla oporou ve všech směrech.

Abstakt

Druhová diverzita cévnatých rostlin v horských smrčínách je ve srovnání s jinými lesy nízká. Zatím nebyly příliš prozkoumány hlavní faktory, které ji ovlivňují. Druhová diverzita vyšších rostlin ubývá s nárůstem nadmořské výšky. Vliv na početnost populací jednotlivých rostlinných druhů má také průběh přirozených velkoplošných disturbancí, které jsou v horských smrčínách nejčastěji zapříčiněny silným větrem či přemnožením kůrovce smrkového. Prováděný management bezesporu ovlivňuje druhovou strukturu bylinného patra. Není však jediným faktorem. Velmi důležitý je například též čas, který uplynul od posledního narušení.

Klíčová slova: biodiverzita, přírodní disturbance, lesní ekosystémy, kůrvec

Abstract

Species diversity of vascular plant is not quite high in the mountain spruce in the comparison to other type of forests. There are not a lot of studies of the driving factors of it until now. The influence on the density of individual population have large-scale disturbances which can be caused by bark beetle gradation or strong wind in the mountain forests. It is a fact, that applied management affectes structure of herb layer. That is not the only one factor. For example, time which passed from disruption is also relevant.

Key words: biodiversity, natural disturbances, forest ecosystems, bark beetle

Seznam zkratek

BIOKLIM – Biodiverzity and Climate Change Project

GLORIA – Global Observation Research Initiative in Alpine Environments

IBISCA – Investigating the Biodiversity of Soil and Canopy Arthropods

CHKO – Chráněná krajinná oblast

NP – Národní park

NPŠ – Národní park Šumava

Obsah

Obsah.....	4
1 Úvod.....	5
2 Základní charakteristika Šumavy.....	7
2.1 Současné nástroje ochrany na Šumavě	7
3 Lesy v horských polohách Šumavy	10
3.1 Horská smrčina vs. smrková monokultura	11
3.2 Hospodářsky využívaný les a lesy národního parku.....	12
4 Velkoplošné disturbance a jejich význam pro dynamiku lesních společenstev..	13
4.1 Větr a kůrovec	14
4.2 Dynamika a management horských smrčin.....	16
4.3 Význam mrtvého dřeva	18
5 Biodiverzita a výškový gradient	20
5.1 Definice a metodiky měření biodiverzity.....	20
5.2 Biodiverzita Šumavy	22
5.3 Návrat na stanoviště	22
5.4 Diverzita bylinného patra v horských lesích	23
6 Biodiverzita a výškový gradient – projekt BIOKLIM	26
6.1 Další výzkumy na výškovém gradientu	29
7 Praktická část – soubory dat z NP Bavorský les.....	31
7.1 Výsledky a interpretace.....	31
7.2 Diskuze	39
8 Závěr	41
9 Bibliography.....	42
9.1 Zdroje ilustrací:.....	46

1 Úvod

Národní park Šumava (NPŠ) je ve středoevropských podmínkách vhodným místem pro zkoumání vlivu výškového gradientu a přírodních disturbancí na biodiverzitu. Společně se sousedním Národním parkem Bavorský les unikátní a rozsáhlý komplex biotopů. Z výzkumného hlediska je možné za velmi podnětné považovat skutečnost, že v těchto sousedních národních parcích jsou uplatňovány odlišné koncepční nástroje ochrany přírody.

Jedná se o středohory, kde se ve vyšších polohách vyskytují horské smrčiny, ve kterých je alespoň z části umožněno působení činitelů přírodních disturbancí. Vítr a kůrovci jsou jedním z důležitých nástrojů pro průběh životního cyklu horských smrčin všemi vývojovými stádii. Zároveň ale právě jejich působení vyvolává největší spory o to, jak o lesy správně pečovat. Ve skrze se jedná o jeden z mála typů stanoviště, které se po disturbanci obejde bez lidských zásahů a úspěšně regenerují. Potvrzují to zkušenosti z české části Šumavy (Jonášová & Prach, 2004, Müller et al. 2008, Svoboda et al. 2010) i jiných oblastí (Nilsson et al. 2001, Stanturf, 2015). Z dlouhodobých monitoringů struktury lesa a počítání semenáčků vyplývá, že les je schopen se samovolně obnovit. Již méně však víme o tom, jak na to reagují další společenstva horského ekosystému. V minulosti byl již zkoumán vliv přírodních disturbancí a následného vývoje horských smrčin na biodiverzitu různých skupin např. chvostoskoci (Rusek, 2001), dřevokazné houby (Bässler et al, 2010), vodní hmyz (Růžicková, 1998), síťokřídli a srpice (Zelený, 2004). Menší pozornost již byla věnována vlivu disturbančního rozpadu stromového patra na skupinu vyšších bylin (Wild et al. 2004).

Jak se ale vyvíjí bylinné patro po velkoplošné disturbanci? Nabízí se několik možných variant, které souvisí právě s uplatňovaným managementem. V zásadě se debaty nejčastěji točí kolem dvou přístupů k lokalitám, kde proběhl rozpad stromového patra. Aplikace klasického přístupu z hospodářských lesů, tj. pokácení kůrovcem napadených stromů a vyklizení dřeva, anebo ponechání souší, dokud na místě zcela neztrouchníví.

K počáteční sukcesi na plochách postižených větrnou či kůrovcovou kalamitou již byla nasbírána řada dat. Impulsem k některým výzkumům mohly být obavy, či oponenty bezzásahového managementu vyslovované pochyby, zda příroda vlivem hospodaření nebyla příliš vyvedena z rovnováhy, aby obnovu horského lesa zvládla v plném rozsahu.

Stejně jako klasické lesnické hospodaření ovlivňuje mnohé složky ekosystému, dá se očekávat i jeho dopad na bylinné patro. To v horských smrčínách sice nepatří k taxonomicky nejbohatším skupinám, ale nezastupitelně se podílí na podmínkách jednotlivých stanovišť. Vyšší rostliny mají půdokryvnou funkci, ovlivňují vodní režim na konkrétním stanovišti, jsou potravou či úkrytem dalších druhů a některé druhy mohou určovat sukcesní vývoj na konkrétním stanovišti. A proto je jistě žádoucí porozumět tomu, zda prováděný management ovlivňuje druhovou diverzitu cévnatých rostlin v horských smrčínách. Vedle nadmořské výšky lze předpokládat, že vliv mají i přírodní disturbance, jejichž zvýšenou frekvenci výskytu lze očekávat s aktuálně probíhající klimatickou změnou, jsou dalším faktorem ovlivňujícím druhovou skladbu cévnatých rostlin v horských oblastech. Nadmořská výška určuje výskyt vegetačního pásma horské smrčiny. Dají se také očekávat posuny areálů a změny zastoupení jednotlivých bylin na výškovém gradientu.

Cílem této práce je shromáždit doposud známé znalosti o vlivu disturbance a následného managementu. Klíčovou otázkou, kterou se budu snažit zodpovědět, je, zda prováděný management ovlivňuje druhovou diverzitu cévnatých rostlin v horských smrčínách?

Práce má dvě hlavní části. V teoretické řešeršní části se stručně zabývám charakteristikou šumavské flóry, hlavními nástroji ochrany a shrnuji základní znalosti o horských lesích. Zvláštní pozornost je věnována argumentům podporujícím ochránářský koncept umožňující ponechat horské smrčiny samovolnému vývoji díky funkčním disturbančním činitelům. Následuje kapitola o distubancích, protože je třeba pochopit průběh procesu, jehož vlivem na biodiverzitu, se zabývám. Samostatná kapitola se věnuje biodiverzitě bylinného patra. V druhé části práce jsou na příkladu dvou datových souborů získaných v Národním parku Bavorský les testovány diskutované teoretické předpoklady.

2 Základní charakteristika Šumavy

Šumava nepatří z hlediska druhové biodiverzity k nejbohatším oblastem v rámci střední Evropy ani České republiky, ale mimojiné díky specifickému historickému vývoji se jedná o území významné biologické a ochránářské hodnoty (Křenová & Kiener, 2013). Přestože rozlehlou část Šumavy zabírají lesy, téměř všechny ohrožené, chráněné a vzácné druhy vyšších rostlin se nalézají v lučním či jiném bezlesí typu slatin a rašelinišť.¹ (Procházka & Štěch, 2002) V sekundárním bezlesí našel příznivé podmínky například hořeček mnohotvarý pravý (*Gentianella praecox subsp. Praecox*) (Křenová, 2008). Horské smrčiny jsou sice významným typem stanoviště, ale rozhodně nejsou příliš bohaté v oblasti cévnatých rostlin. Výhodou může pro některé druhy být ponechání mrtvého dřeva na stanovištích. Jednou z funkcí je zamezení přístupu pro zvěř. Především generace mladých stromů je tak chráněna před okusem (Matějka, 2010). Tento efekt může být významným regulátorem zmlazení.

Za účelem ochrany nejohroženějších druhů IUCN vytvořila tzv. černé a červené seznamy. Organismy jsou zde řazeny do několika kategorií dle stupně jejich ohrožení a zranitelnosti. Z nich dále vycházejí červené knihy, které rozvádějí a blíže popisují stavy na určitém území. Doposud nebyla publikována kompletní Květena Šumavy. Avšak z hlediska výskytu vzácných a ohrožených druhů je významným zdrojem informací jak Červená kniha Šumavy (Procházka & Štěch, 2002), tak aktuálně publikovaná Červená kniha květeny jižní části Čech. Na území jižní části Čech, kam spadá kromě jiných oblastí i Národní park Šumava, je prokazatelně ohrožených (kategorie C1 – C4) druhů rostlin 666. To tvoří celkem 44% všech zde přítomných taxonů. Na celostátní úrovni je pro srovnání do kategorií ohroženosti řazeno až 65% z celkového množství v ČR se vyskytujícími taxony. Důvodů, proč se v jižní části Čech vyskytuje tolik ohrožených druhů rostlin, může být více. Do statistického zpracování byly zahrnuty i taxony s minimem populací na tomto území, které zde mohou mít například hranici areálu svého rozšíření (Lepší et al. 2013).

2.1 Současné nástroje ochrany na Šumavě

Přírodní hodnoty Šumavy byly odborníky oceňovány již dávno před 2. světovou válkou a první přírodní rezervace na území dnešního Národního parku Šumava (např.

¹ Jsou to třeba ku příkladu rosnatky (*Drosera*), suchopýrek trsnatý (*Trichophorum cespitosum*), blatnice bahenní (*Scheuchzeria palustris*). Šumava poskytuje útočiště některým endemickým druhům oměj šalamounek (*Aconitum plicatum*), prstnatec májový rašelinný (*Dactylorhiza majalis subsp.*) aj. (Křenová, 2008).

Trojmezí, Vltavský luh, Buková slat') byly vyhlášeny již v roce 1933 tzv. Silvestrovským výnosem. Nicméně společenské a politické okolnosti umožnily vyhlášení velkoplošného chráněného území teprve až v roce 1963, kdy vznikla Chráněná krajinná oblast Šumava (168 654 ha).² Krátce po pádu železné opony, v roce 1991 byl v centrální části CHKO vyhlášen na ploše 68 064 ha Národní park Šumava.³ Témeř od počátku svého vzniku se NP Šumava potýká s problémy ohledně definování dlouhodobé koncepce a nastavení kompletní péče o ekosystémy NP (Křenová & Vrba, 2014). Hlavním impulzem k diskuzím je adekvátní způsob péče o lesy, především typu horských smrčín (viz kapitola 3.1).

Ochrana NP Šumava se řídí zákonem č. 114/1991 Sb., který bude v dohledné době novelizován. Dále má park vlastní plán péče s vymezenými konkrétními dílčími lokalitami, pro které jsou podrobněji popsány postupy péče. Dochází zde k překryvu nástrojů ochrany. Konkrétně velkoplošné územní ochrany a soustavy NATURA 2000. Příroda nezná a tím pádem ani nerespektuje státní hranice,⁴ a proto si celosvětová a evropská společenství kladla za cíl sdružit a sjednotit podmínky ochrany alespoň pro ty nejvíce ohrožené a nejcennější stanoviště a druhy. Za tímto účelem vznikla v rámci Evropské unie právě soustava NATURA 2000 (Sundseth, 2009), kterou na území České republiky tvoří tzv. evropsky významné lokality EVL (7 857 km²) a ptačí oblasti PO (7 034 km²).⁵ Povinnost vymezení soustavy NATURA 2000 vznikla se vstupem České republiky do EU a nyní je již zakotvena v platných zákonech (Bůžková, 2015). K roku 2009 soustava zaujímala 13,3% rozlohy ČR⁶ (Miko & Hošek, 2009). Vyhlášení lokalit by mělo mít základ primárně v ornitologických a vědeckých podkladech bez ohledu na ekonomické zájmy, vlastnické vztahy či již existující formu ochrany. Průnikem soustavy NATURA 2000 a zvláště chráněného území (ZCHÚ) jsou například všechny čtyři naše národní parky (Bůžková, 2015).

V potaz se pro veškerá rozhodnutí o ZCHÚ a naturové lokality uvažují různé podklady (Bůžková, 2015). Zajímavé je, že NATURA 2000 si neklade za cíl vyloučit

² CHKO Šumava byla zřízena výnosem Ministerstva školství a kultury č. 53855/63.

³ Zřízení NPŠ a jeho rozloha byla stanovena nařízením Vlády ČR č. 163/1991 Sb. V základním dokumentu je uvedeno hlavní poslání NPŠ: „(...) zajištění ochrany přírody a krajiny na Šumavě v souladu se současnými poznatky ekologických i společenských vědních oborů (...).“

⁴ Ostatně nejsou limitovány ani jinými lidmi definovanými hranicemi, pokud se nejedná o ekotony a linie spojené se změnou vegetačního pokryvu.

⁵ Národní seznam EVL byl vydán vládním předpisem č. 318/2013 Sb.

(http://www.nature.cz/natura2000-design3/web_lokalita.php?cast=1805&akce=seznam&quickfilter=3&show_all=0).

Výčet PO je dostupný na webu http://www.nature.cz/natura2000-design3/web_lokalita.php?cast=1804&akce=seznam&quickfilter=11&show_all=0.

⁶ Minulém roce byl projednán návrh na úpravu národního seznamu Evropsky významných lokalit. Do budoucna tedy lze očekávat nárůst rozlohy.

činnost člověka jako jeden z faktorů ovlivňujících současný stav přírody.⁷ Argumentují dlouhotrvající tradicí vzhledem k vysokému počtu obyvatel poměrně intenzivní interakce člověka s krajinou. Měly by být omezeny pouze vlivy, které mají nepříznivý dopad na předmět ochrany (Sundseth, 2009).

Každé zvláště chráněné území by mělo být opatřeno ochranným pásmem, které ho chrání před vlivy z okolí, aby nebyla narušena jeho funkce a kvalita⁸ (Bůžková, 2015). Na území s dominancí smrku bývá po obvodu vymezena tzv. puфраční zóna, která naopak chrání hospodářské lesy v bezprostřední blízkosti a okolí chráněného území. Specifikem tohoto opatření v případě lesních porostů s převahou smrků je intenzivní těžba a celková důslednost při zpracování jedinců napadených lýkožroutem smrkovým a jinými škůdci. Obecně je třeba dbát na migrační potenciál a potenciální objem potravy pro škůdce, strategii hospodaření atd. Přirozenou bariérou mezi bezzásahovými oblastmi a hospodářskými smrkovými lesy mohou tvořit smíšená nebo listnatá lesní společenstva. Při realizaci bývá častý problém s tím, na kterých pozemcích by pásmo mělo být vyhlášeno. Puфраční zóna často zmenšuje rozlohu chráněné oblasti a bývá co nejužší, což nahrává kůrovci a budoucím problémům (Turčáni, 2011). O návrhu, jak by mohla vypadat vnitřní zonace NPŠ, se stále vedou diskuze. Hlavní otázkou zůstává, zda by se mělo jednat o více menších zón či spíše jednu scelenou, která bude mít co nejkratší hranici s okolními ekosystémy⁹ (Bláha et al. 2013, Křenová & Hruška, 2012, Matějka et al. 2013). Nastává pak otázka, jak rozsáhlé by měly malé zóny být, aby se staly samostatnými funkčními jednotkami, které zvýší heterogenitu prostředí.

Institut národního parku slouží k ochraně původních přirozených ekosystémů. Je možné se rozhodnout pro ochranu konkrétního druhu či stanoviště jako celku. Druhá možnost umožňuje zachovat ekosystém a sledovat souvislosti a všechna vývojová stádia. Nástrojem pro tento typ ochrany je volba vhodného managementu v jednotlivých zónách. V rámci zónace je tedy možné stanovit i bezzásahové zóny (Matějka et al. 2013).

⁷ Například příčina vzniku lužních lesů je zakořeněna hluboko v minulosti a úzce spjata s lidskými aktivitami. Zvláště nížinné opadavé lesy jsou známy vysokou diverzitou, která však se zarůstáním a ubývajícím osvětlením bohatost ztrácí. Nejčastěji zde byl v minulosti uplatňován pařezinový způsob hospodaření, který umožnil současný stav. Vyhlášení bezzásahovosti by zde mohlo vést ke ztrátě vzácných druhů. A je tedy naprosto nevhodným managementem pro tyto lokality. Zdá se, že horská smrčina je u nás ideálním a jedním z posledních možných typů biotopu, které mohou být ponechány v bezzásahovém režimu (Kolář et al. 2012).

⁸ Ochranné pásmo není synonymem k puфраční zóně, která naopak chrání vlastníky přilehlých pozemků před vlivy z chráněného území.

⁹ Jako důkaz a příklad mohou posloužit i v minulosti podané návrhy zákonů o NPŠ, z nichž ani jeden prozatím neprošel schvalovacím řízením.

V Národní park Bavorský les (24 250 ha, vyhlášen 1970), který přímo sousedí s NPŠ, je uplatňován velice důsledný přístup a nikdy nebyla pozměněna původní a osvědčená strategie. Je zde uplatňován velice důsledný přístup a nikdy nebyla pozměněna původní a osvědčená strategie. Do roku 2027 bude postupnými kroky převedeno 75% území do bezzásahového režimu (Pöhlmann, 2011). Koncepce zůstala původní též během masivního šíření kůrovce a souvisejících disturbančních procesů v průběhu roku 1993 (Heurich, 2009). Ponechání procesů vedlo k realizaci řady studií samovolného vývoje přírody. Monitorována byla například biodiverzita na výškovém gradientu nebo sukcese po velkoplošném rozpadu stromového patra (Bässler et al. 2009).

3 Lesy v horských polohách Šumavy

Lesy pokrývají až 80% území Národního parku Šumava (Národní park Šumava, 2016). Kolonizace Šumavy byla od středověku postupná a s rostoucí poptávkou po dřevu pro sklárny i další hospodářské využití přicházeli těžaři stále hlouběji do nitra Šumavy. Odlesnění spojené s lesní pastvou a tzv. travením¹⁰ vrcholilo na přelomu 19. a 20. století. Výraznou proměnu zaznamenaly lesy během druhé světové války a následně v době železné opony (Jelínek, 2005). Pralesovitých zbytků již na Šumavě příliš mnoho nenajdeme. Horské lesy v nejvyšších polohách a odlehlých lokalitách byly v minulosti hospodařením ovlivněny minimálně, i když vliv člověka nelze samozřejmě zcela vyloučit. Jejich vývoj tedy převážně určovaly spíše jiné faktory a na obnově se významně podílelo přirozené zmlazení (Svoboda et al. 2012). Tyto lesy, někdy označované jako tzv. první generaci po pralese, bývají v současnosti označovány za nejhodnotnější. Tyto přírodní lesy mají doposud zachovanou vysokou ekologickou hodnotu a snadno po narušení přírodními disturbancemi regenerují. Také polopřirozená stanoviště se postupně navrací do své původní podoby, ale je to především otázka času a prostoru (viz kapitola 5.3).

Dlouhodobě obhospodařované lesní ekosystémy se signifikantně liší od pralesních a přírodních lesů. Nachází se v nich rozdílné druhové složení a struktura. Zvláště u organismů citlivých na lesní těžbu a závislých na věkovém charakteru porostu je zaznamenávána stálá redukce jejich středoevropských populací. Lesy mají odlišnou i sociálně-ekologickou funkci. Přírodovědecká doporučení pro udržení

¹⁰ Travení je produkce sena za účelem využití v nižších polohách.

diverzity významných druhů se často neshoduje s potřebami lesního hospodářství (Moning & Müller, 2009).

3.1 Horská smrčina vs. smrková monokultura

Smrk je ekonomicky významná dřevina, která se ve střední Evropě přirozeně vyskytuje až od nadmořské výšky kolem 1150 mnm (Röder et al. 2013) nebo také v nižších polohách s méně příznivým klimatem. Přesto se dnes, především vlivem lidské činnosti, smrk v Čechách běžně vyskytuje téměř ve všech nadmořských výškách. Smrkové porosty, které se nacházejí těsně pod horní hranicí lesa, se nazývají horské smrčiny. Svou strukturou se významně liší od smrkových monokultur hospodářských lesů. Společným znakem je samozřejmě dominanta stromového patra, kde převládá smrk ztepilý (*Picea abies*). Může se objevit i jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*), javor klen (*Acer pseudoplatanus*) a v nižších polohách i buk lesní (*Fagus sylvatica*). Horské smrčiny lze dělit podle toho, jaké rostliny dominují v bylinném patře. Pak hovoříme o papratkové smrčině s vysokým zastoupením kapradin, třtinové smrčině, kde se hojně vyskytují trávy, a rašelinné a podmáčené smrčině s převahou rašeliníku a mechu. Podmáčené půdy způsobují nedostatek kyslíku, který často ve spojení s mělkou vrstvou úživné půdy zvýhodňuje smrk oproti jiným druhům stromů, které nejsou tolik odolné ani vůči chladnému a vlhkému podnebí (Šantrůčková & Vrba, 2010).

Dříve byla na Šumavě druhová skladba stromů poněkud odlišná. V nižších polohách by podle rekonstrukčních map původní vegetace měla převažovat směs buku a jedle s minimálním podílem smrku. Až s narůstající nadmořskou výškou a na ni závislou změnou stanovištních podmínek začíná dominovat smrk (Šantrůčková & Vrba, 2010). Skutečné smrčiny by se tedy nacházely pouze v nejvyšších partiích (tzv. klimaxové smrčiny) anebo na substrátech bohatých na vodu (rašeliniště a podmáčené smrčiny). Člověk většinu původní vegetace v nižších polohách přeměnil v tzv. sekundární bezlesí nebo změnil druhovou skladbu lesa. Kvůli vystěhování obyvatel a existenci železné opony však některá území opět nabývají charakter blízký přírodnímu ekosystému (Kindlmann et al. 2012).

Podle druhové struktury stromového patra lze soudit, že mezi hospodářsky vysázenou smrkovou monokulturou a horskou smrčinou není rozdíl. Horská smrčina vyniká některými druhy organismů, které jsou na ni vázány a společně s vymizením tohoto typu stanoviště by též vymřely (Šantrůčková & Vrba, 2010). Pro horský

smrkový les je typická přirozená rozvolněnost zápoje korun. Větve stromů mají možnost sahat až k zemi, čímž se zvyšuje jejich odolnost. Stromy jsou často různého stáří (Matějka, 2010). Nechybí zde vyvrácené či polámané stromy, které způsobují neprostupnost lesa, poskytují zastínění částem půdy a které se za působení dřevokazných hub stávají živnou půdou pro novou generaci stromků. Nerovnoměrnost osvětlení půdního povrchu umožňuje rozvoj bylinného a keřového patra s náletovými dřevinami, které bychom v hospodářských lesích jen těžko hledali. Toto prostředí naprosto vyhovuje některým zástupcům z živočišné říše jako jsou například často zmiňovaní rys ostrovid, tetřev hlušec, datlík tříprstý či lýkožrout smrkový, o němž bude podrobněji pojednáno v dalších kapitolách (Šantrůčková & Vrba, 2010).

Významný rozpor podporuje i Stanovisko pracovníků Centra pro výzkum biodiverzity k otázce regulace kůrovcové gradace v Šumavském národním parku: „Existuje zcela zásadní rozdíl mezi lesy hospodářskými a lesy v chráněných oblastech. Přirozené lesy v chráněných oblastech se nemohou „pěstovat“ - jsou cenné právě tím, že existují a vyvíjejí se nezávisle na člověku, některé z nich po celá staletí.“¹¹

3.2 Hospodářsky využívaný les a lesy národního parku

Slovo hospodářský vychází ze slovanského slova *hospodar*, což znamená pán nebo vládce (Kolektiv autorů, 1998). Od toho se odvíjí, jak s hospodářským lesem zacházíme a jakou pro nás má funkci. Hlavním záměrem je efektivní výnos dřevní hmoty, a proto jsou jistým způsobem funkce hospodářského lesa zjednodušeny. Často je tomu tak ve prospěch jedné dřeviny, u nás je hojně pěstován smrk ztepilý (*Picea abies*). Hybnou silou, která rozhoduje o charakteru lesa, je člověk. Podoba těchto lesů je závislá na člověku, který musí investovat do samostatně nestabilního lesního systému vysoké náklady. Pokud se v takovém lese přestane hospodařit, začne se les navracet do své původní přirozené podoby. To znamená, že pokud zde původně rostl smíšený les, monokulturní smrkový les je postupně v horizontu několika generací doplněn o další dřeviny. Jestli zde původně rostly smrčiny, stromové patro se pomalu začne vzhledově i funkčně blížit pralesu, jaký známe z Boubína (Šantrůčková & Vrba, 2010). Že se dříve na plochách zasahovalo tedy z mého pohledu nemusí znamenat, že les ztratil svůj potenciál jako samostatná funkční jednotka. Opuštění kulturní smrčiny

¹¹ <http://ekolist.cz/cz/publicistika/nazory-a-komentare/stanovisko-pracovniku-centra-pro-vyzkum-biodiverzity-k-otazce-regulace-kurovcove-gradace-v-sumavskem-narodnim-parku>

vede k tzv. procesu renaturalizace (Agnoletti & Santoro, 2015). V některých částech NP Šumava jsou přeměny smrčin na smíšené lesy urychlovány aktivními lesnickými zásahy – dosadbou chybějících dřevin, především buku a jedle. V jiných částech NP je upřednostňován bezzásahový režim a tedy změny v druhové skladbě (pomalé či rychlé) je vhodné akceptovat coby přirozenou součást vývoje ekosystémů ponechaných samovolnému vývoji.



Obrázek 1: Příklad horské smrčiny v bezzásahové zóně nedaleko Březníku.

4 Velkoplošné disturbance a jejich význam pro dynamiku lesních společenstev

Disturbance je definována jako narušení kompozice, struktury a funkce daného ekosystému náhlou událostí. Příčiny disturbancí se často rozdělují na tzv. přírodní (hurikán, rozvodnění řeky, laviny a v minulosti časté spásání velkými herbivory) a antropogenní. Mezi ně patří například eroze půdy způsobená teréními úpravami, holosečí nebo neuváženou orbou. Podle velikosti narušeného území pak lze hovořit o maloplošných (small-scale) či velkoplošných (large-scale) disturbancích (Moravcová, 2012).

Disturbance jsou kvůli svému vlivu na stávající společenstva, která jejím

působením bývají oslabena či zcela vyhubena, často vnímána kontroverzně (Jonášová, 2013). V dlouhodobějším horizontu ale zjišťujeme, že dávají prostor k vytváření nových struktur, na něž se váží jiné druhy. Přírodní narušení tak může být nepostradatelnou složkou dynamiky ekosystému. Můžeme ho považovat za nezastupitelnou hnací sílu přírodního koloběhu (Kolář et al. 2012).

Často zmiňovaným příkladem, kdy je disturbance podmínkou růstu, jsou pyrofytní a antrakofilní druhy obsazující spáleniště. V lesích se uplatňuje například v boreálních a kontinentálních oblastech Severní Ameriky. V České republice se právě pyrofyty nenacházejí a význam požárové disturbance je omezen pouze na sekundární stanoviště typu vřesovišť. Požár může však zvyšovat vitalitu rostlin a snížením počtu rostlin upřednostňovat některé druhy adaptované na kolonizaci spáleniště. Jako příklad můžeme uvést vřes obecný (*Calluna vulgaris*), který je odolný vůči samotnému sežehnutí a oheň navíc silně podporuje klíčivost jeho semen. Působení požáru zvyšuje jeho vitalitu, bez jeho působení by jeho populace zestárla a postupně vymizela (Moravcová, 2012).

Disturbanční efekt mají v našich podmínkách také povodně a kamenné a sněhové laviny. Aktivitu lavin v lesních ekosystémech nelze stanovit na základě dendrochronologické rekonstrukce podle ročních přírůstků, protože letokruhy v sobě odrážejí soubor všech klimatických podmínek (Langová, 2013). Nejčastější a nejprobádanější přirozenou velkoplošnou disturbancí střední Evropy, která se nám tím pádem může zdát nejbližší, je vzájemné působení větru a podkurního hmyzu v horských smrčínách a smrkových monokulturách hospodářských lesů.

Experiment, který může vést teprve k odhalení některých dalších řídicích sil, se odehrává ve Slovenské republice. Rezervace v majetku nevládní organizace Lesoochranské zoskupenie Vlk jsou ponechány bez veškerých očekávání vlastním pochodem. V jejich tzv. evolučních lesech není cílem udržet neměnné stávající prostředí, ale pozorovat postupný vývoj se všemi jeho stádii bez lidských zásahů. Své cíle týkající se lesních ekosystémů shrnují v Chartě lesa (VLK, n.d.).

4.1 Větr a kůrovec

Druhovité smrkové monokultury a tedy též jejich bylinné patro jsou ovlivněny lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*, Linnaeus, 1758). Ve vyšších nadmořských výškách se k jeho působení přidává ještě vliv silného větru. Kůrovci se totiž velmi daří na polomech. V posledních letech se ukazuje, že silné a často ničivé větry s rychlostí

desítek kilometrů v hodině nejsou nikterak vyjímečnou událostí. Jejich výskyt i na území naší republiky není ojedinělý (Brázdil et al. 2004). Do budoucna lze tedy očekávat jistou periodicitu podobných disturbancí (Zenáhlíková et al. 2011).

Mezi smrkem a kůrovcem existuje dlouhodobá koevoluce a z toho vyplývají i různé vzájemné adaptace, které vytvořily komplexní vztah zajišťující přežití obou. Záznamy z profilu rašelinišť svědčí o tom, že velkoplošné disturbance smrkových porostů zapříčiněné kůrovcem a větry se pravidelně opakují a jsou tedy přirozenou součástí životního cyklu horských klimaxových smrčín, kde je dominantním druhem smrk ztepilý (*Picea abies*) (Šantrůčková & Vrba, 2010).

Lýkožrout smrkový je drobný hmyz z podčeledi kůrovci. Taxonomicky kůrovci patří mezi čeled' nosatcovití (*Curculionidae*). Měří 4,5 – 5,5 mm, čímž se řadí mezi největší kůrovce na našem území. V hospodářských lesích může být považován za škůdce, zejména protože se při dostatku potravy dokáže exponenciálně množit a typické jsou pro jeho populační dynamiku cyklické gradace. Označení kůrovce jako lesního škůdce vychází již z definice pojmu. Škůdce je ten, kdo způsobuje výrazné ekonomické škody na kulturně pěstovaných plodinách (Tůma, 2014). V klimaxových smrčínách Národního parku Šumava může být ale považován za nenahraditelnou součást potřebnou k obnově ekosystému a zvýšení biodiverzity (Kindlmann et al. 2012).

Lýkožrout smrkový je kambifágní hmyz, tedy hmyz, který se živí lýkem. Namnožená populace může způsobit rozpad svejnověkého stromového patra. V případě různověkého porostu se tomu tak stát nemusí, protože k napadení dochází postupně. Tím pádem se skokově nemění osluněnost půdního povrchu ani jiné podmínky, protože různověké stromové patro má i tak spíše mezerovitý charakter (Kindlmann et al. 2012).

Strom s dobrým fitness je schopný se bránit napadení a lýko zůstává nedotčené. V místě vstupu začne produkovat allelochemikálie (Raffa et al. 2008). Tyto buněčné sekundární metabolity působí toxicky na fytofágní hmyz (Divišová, 2010). Proto si jedinec vybírá méně rezistentní stromy. Brouk přirozené ochraně čelí také produkováním feromonů, které přilákají další a kolektivně hostitelský strom zničí (Raffa et al. 2008). Vhodnými podmínkami pro jeho další přemnožení je suché a teplé počasí ve spojení s nezpracovanými polomy či vývraty. Stromy se již nemohou bránit, ale lýko je stále vhodné jako potrava pro larvy kůrovce. Ty se až exponenciálně namnoží (Kindlmann et al. 2012). Na velikost populace početností regulují a tím regulují jeho namnožení predátoři jako je například dravý pestrokrovečník mravenčí

(*Thanasimus formicarius*) (Raffa et al. 2008).

Primárně na strom nalétávají samci, kteří si vytvoří pod kůrou snubní komůrku a vylučováním agregačních feromonů lákají samičky. V jedné komůrce se většinou jeden samec spáří se dvěma samičkami, které následně hloubí vertikální chodbičky, po jejichž stranách mohou naklást až 80 vajíček. Četnost potomstva závisí kromě klimatických podmínek i na hustotě náletu. Z vajíček se vylíhnou žluté larvy, které se lýkem prokousávají horizontálně. To je zásadní pro strom, který tak přichází o propojení vodivých pletiv. V případě přílišného počtu larev se mohou jejich chodbičky protínat a dochází mezi nimi ke kanibalismu. Pokud se larva dokáže dostatečně vykrmit, vytvoří si na konci své chodbičky kukelní komůrku, kde dojde k metamorfóze. Ze žluté larvy se promění v černohnědého jedince. Dospělci pod kůrou přezimují a na jaře vylétávají. Při vhodných podmínkách se tento vývojový cyklus může opakovat až tři krát do konce léta. Úspěšný vývoj závisí na teplotě, vlhkostních podmínkách, kvalitě potravy (Kindlmann et al. 2012) a fotoperiodismu (Doležal & Sehnal, 2007). Do budoucna vzhledem ke klimatické změně a nízké heterogenitě lesních habitatů lze očekávat vyšší pravděpodobnost překročení ekologických prahů a změnu v celkovém režimu (Raffa et al. 2008).

4.2 Dynamika a management horských smrčín

Pro správné uchopení dynamiky a managementu horských smrčín je vhodné popsat rozdíl mezi pojmem ekosystém a porost. Les není pouze výrazné stromové patro. Je složitým komplexem vztahů, látkových přeměn a energetických toků, které není možné jasně oddělit od jeho okolí. Ekosystém je soubor vztahů všech společenstev obývajících dané stanoviště a zároveň procesy v prostředí. Porost je označením pouze pro rostlinné společenstvo náležející spíše druhům stromového patra (Kindlmann et al. 2012). Jeho rozpad ale nemusí pro ekosystém nutně znamenat zánik. Stromové patro je pouze jednou ze složek ekosystému a nemusí být nepřetržitě udržováno po celou dobu jeho existence (Šantrůčková & Vrba, 2010). Centrum pro výzkum biodiverzity ve svém Stanovisku k otázce regulace kůrovcové gradace v Šumavském národním parku uvádí: „(...) rozpad stromového patra a kůrovcové gradace jsou přirozenou součástí dynamiky horských smrčín.“

Odborníci různých oborů se shodují, že pro některá společenstva či ekosystémy (např. horské lesy) by velkoplošné disturbance měly být považovány za přirozenou součást lesního ekosystému. Bezzásahovost (ponechání dřevní hmoty, vyloučení

umělého nazalesňování a výchovné zásahy do lesních porostů) je považována za jeden ze základních principů ochrany přírody ve vyšších partiích Šumavy, kde zatím nebyla druhová rozmanitost tolik ovlivněna člověkem (Hédl et al. 2009).

V národním parku (kategorie II podle IUCN) by měla být zajištěna především ochrana přírodních ekosystémů ve všech fázích vývoje (Dudley, 2008). V jádrových zónách národního parku není možné napadení kůrovcem řešit způsobem velkoplošného vykácení. K tomu by v NP měly sloužit puфраční ochranná pásma tak, aby kůrovec neohrožoval okolní hospodářské lesy sloužící k ekonomickým účelům. Obecně by zásah proti škůdci měl být včas podchycen a soustředěn do míst, kde se zrovna nachází ohnisko či hranice jeho gradace (Kindlmann et al. 2012). Kalamitní stav a doporučené technologické postupy pro ošetřování hospodářského lesa popsány v dokumentu Ministerstva zemědělství č. 1/2003 Sb.¹² jsou zcela odlišné.

V případě, že již dojde k disturbanci na větší části lesního ekosystému, nabízí se otázka, jak s územím dále nakládat. V polovině 90. let 20. století způsobil kůrovec odumírání stromového patra na velkých plochách v NPŠ. Malé I. zóny byly ponechány bez zásahu. Na zbytku území byly použity tradiční metody holosečného vykácení souší a následného vysázení hlavně jeřábových a smrkových sazenic. Na obhospodařovaných plochách se objevily pionýrské druhy jako vrba (*Salix aurita*), bříza (*Betula pubescens*) a osika (*Populus tremula*), množství smrků bylo výrazně nižší než na území s ponechanými soušemi. Monitorování potvrdilo, že horská smrčina se obnovuje také pod mrtvým stromovým patrem. Regenerace závisela na vhodných stanovištních podmínkách. Hlavní roli hrály dostupnost tlejícího dřeva a smrkového opadu. Z toho vyplývá, že lýkožrouta smrkového lze považovat za nástroj obnovy původního charakteru horského smrkového lesa (Jonášová & Prach, 2004).

Vykácení a znovuzalesnění je sice technicky možné, ohrožuje ale zachování předmětů ochrany (Hédl et al. 2009). Neshoduje se to s posláním národního parku, jež by měl přednostně chránit přírodní ekosystémy a jejich samovolný vývoj. Navíc výsadba stejnověkých sazenic směřuje opět k vytvoření stejnověké monokultury lesního patra a je potlačena přirozená rezistence lesního společenstva (Kindlmann et al. 2012). S kácením a následnou výsadbou umělé obnovy je spojen také odvoz dřevní hmoty, což má podstatný vliv na výskyt dřevokazných (dřevní, lignikolní) hub, které jsou zásadní pro funkci lesního ekosystému (Bässler et al. 2010). Disturbance má

¹² Dostupné na:

http://webcache.googleusercontent.com/search?q=cache:aUZcv7Oa8UsJ:eagri.cz/public/web/file/20234/Technol_postup_kurovec.doc+&cd=1&hl=cs&ct=clnk&gl=cz

sice vliv na snížení čisté produktivity ekosystému (NEP), ale ponechané zbytky stromů tlumí teplotní výkyvy půdy a zajišťují, aby lokalita sloužila jako alespoň slabší úložiště uhlíku (carbon sink) (Kobler et al. 2015).

Z dřívějších studií se navíc ukazuje, že jestli se v území zasahuje nebo ne nemá zásadní vliv na rozsah kůrovcem napadených lesů. Území, kde jsou prováděny zásahy, může být pro kůrovce dokoce atraktivnější. Pro studii byla porovnána data ze slovenské (zásahový režim) a polské (bezzásahovost) části Tater. Na Slovensku ustala gradace kůrovcové populace pravděpodobně kvůli vlhkému a chladnému počasí. Část populace byla asanována těžbou či pastmi. Nedocházelo ke stresu vyvolaného přemnožením a následným nedostatkem potravy. Tudiž ani k přirozenému úbytku jedinců přemnožené populace (Grodzki et al. 2006).

Ekosystém, kde došlo k velkoplošnému rozpadu smrkového porostu způsobeného kůrovcem, je vysoce flexibilní a má silný regenerační potenciál. Data z Bavorského NP uvádějí až 4502 semenáčků na hektar, což převyšuje doporučení pro znovu zalesňování v hospodářských lesech. Těžko zde lze hledat klasická sukcesní stadia, smrk se totiž chová jako pionýrská i klimaxová dřevina (Heurich, 2009). Na české straně tvořila přirozená obnova až 4 848 semenáčků na hektar¹³ (medián byl roven 2 122 jedinců na hektar). Mnoho stromků bylo na plochách ještě před velkoplošnou disturbancí (Čížková et al. 2011). Kvůli shlukovitosti zmlazení lze očekávat významný úbytek přirozenou mortalitou. Zároveň semenáčkům konkuruje rozmáhající se bylinné patro (Štícha et al. 2013). Pokud delší dobu nedochází na území k disturbancím, začnou se první stromy rozpadat stářím a mezery jsou vyplňovány novými jedinci. Další fází je nestejnověké klimaxové stádium lesa, kde je zachována dynamická rovnováha mezi mortalitou a růstem stromů (Moravcová, 2012).

4.3 Význam mrtvého dřeva

Bezzásahový management v sobě obnáší velké změny prostředí. Zvyšuje se světlená dostupnost, pokryvnost keřů a bylin, celkově se mění heterogenita a přibývá objem mrtvého dřeva (Winter, 2015). Lýkožrout smrkový je považován za klíčový

¹³ Data z dalšího výzkumu na české straně: Průměrný počet semenáčků na české straně území byl 1493 jedinců na hektar. To podle autorů zaručí, i při úhynu více jak poloviny z nich, obnovu stromového patra. Celkové počty se pohybovaly mezi 440 a 3800 semenáčků na hektar. Kvůli hloučkovitému charakteru, výškové a prostorové diferenciaci je pouhá informace o počtu autory považována za nedostatečnou (Štícha, Matějka, Bílek, Malík, & Vacek, 2013) Nejvíce obnovy tvoří velmi mladí jedinci. Maximálně 4% zmlazení smrku tvořili na Trojmezí jedinci 30 – 40 cm výšky (Zenáhlíková, et al, 2011).

druh rozpadu a bezzásahovost je doporučována jako dobrý hospodářský způsob pro zvýšení diverzity saproxylního hmyzu. Diverzita a hustota druhů na rozvolněných světlinách roste také u ploštic, včel a vos (Müller et al. 2008).

Potřeba pomalu se rozkládajícího dřeva je kromě saxikolních hub a brouků známá i u některých druhů ptáků. Konkrétně se jedná o sýce rousného nebo datlíka tříprstého. Švýcarsko-švédská studie navrhuje pro podpoření populací datlíka tříprstého ponechávat alespoň 5% stojících stromů do vyššího věku, než se dřevní hmota postupně rozloží. Doporučená rozloha území pro aplikaci takového přístupu, aby byly splněny nároky datlíka na prostředí, je 100ha (Brütler, et al, 2004).

Diverzitu lišejníku kromě čistého ovzduší podporuje otevřenost zápoje a množství mrtvého dřeva (Moning et al. 2009). Obecně lze říci, že pro dřevokazné houby je důležitější konkrétní lesnický způsob než klima. Pro houby rostoucí na hrubých zbytcích dřeva (CWD – Coarse Woody Debris) je důležitější množství a variabilita dosažitelných zdrojů než klima, naopak je tomu u hub rostoucích na drobných dřevních úlomcích (FWD – Fine Woody Debris) (Bässler et al. 2010).

Zkoumání mechorostů je důležité z důvodu jejich funkce jakožto primárních producentů. V horských lesích mírného pásma byly zkoumány mechy rostoucí v půdě a na mrtvém dřevě. Zatímco diverzita a abundance půdních druhů byla řízena mikroklimatem především v podobě vlhkosti, druhy rostoucí na tlejícím dřevě jsou více ovlivňovány makroklimatem (minimální globální záření a teploty) a samozřejmě také zastoupením mrtvého dřeva. Otevřený korunový zápoj byl nadřazeným faktorem pro vysvětlení složení obou skupin. Ze závěrů navrhnou autoři vhodný management. V uzavřených lesech by mělo být ponecháno mrtvé dřevo, aby pufrovalo klimatické změny. Pomalé zalesňování po přírodních disturbancích nebo těžebních činnostech by mělo pomoci především půdním mechům (Raabe et al. 2010).

Charakter bylinného patra a přirozené obnovy je určován primárně nadmořskou výškou, ale také zápojem a plochou odumřelého dřeva. Vývraty a polomy jsou zdrojem nových nik (Lencová, 2015). Z novějších studií vyplývá, že ponechání části mrtvého dřeva v lese může mít jistý přínos také pro hospodářské lesy. Rozkládající se dřevní hmota má totiž vliv na semenáčky v podobě substrátu a hnojiva, slouží jako biotopy pro organismy nebo jako ochrana proti erozi. Ponechání skupinky stromů k tzv. dožití by tak mělo posílit hlavní funkce lesa v krajině (Bače & Svoboda, 2014, Svoboda et al., 2010). Úloha mrtvého dřeva a mikrostanovištních podmínek pro zmlazení je podporována více zdroji (Ulbrichová et al. 2006). Mrtvé dřevo ponechané v lese není zdrojem potravy škůdců a tedy nezvyšuje početnost hmyzích škůdců (Boháč, 2000).

5 Biodiverzita a výškový gradient

Pochopení hlavních řídících sil biologické rozmanitosti je stěžejní pro ekology, ochránce přírody a lesní hospodáře (Raabe et al. 2010). Šumava je na českém území jednou z nejrozmanitějších oblastí, co se týká zastoupení přírodních stanovišť. Tato rozmanitost může reprezentovat kvalitu přírodních složek, celkový charakter krajiny a její stabilitu (Miko & Hošek, 2009). Heterogenitu lze demonstrovat na bohatosti živočišných taxonů, které se na území vyskytují. Z velkých šelem byl repatriován rys ostrovid (Lynx lynx), který v šumavských lesích přežívá už od 70. let (Wölfl et al. 2001).

Zachovaly se boreomontánní druhy ptáků. Řeč je o tetřívku obecném (*Tetrao tetrix*), jestřábku lesním (*Bonasa Bonasia*) a ve středohorách jedné ze dvou posledních životaschopných populací tetřeva hlušce (*Tetrao urogalus*). Úspěšná repatriace proběhla i u puštíka bělavého (*Strix uralensis*). Rašeliniště jsou domovem vzácných bezobratlých (potápnici *Ilybius crassus*, larvy vážek). Ze suchozemských stojí za to jmenovat nosatce *Coelotes nigratarsis* a stenotropního střeblíka Ménétriesova (*Carabus menetriesi pacholei*). Objevují se i vzácní denní a noční motýli jako žluťásek borůvkový, perleťovec mokřadní, píďalka klikvová (Křenová, 2008).

Na území Šumavy se nachází mnoho specifických druhů, které nutně nemusí být vázány pouze na horské smrčiny, ale které se zároveň běžně nevyskytují v kulturní krajině. Úvodem kapitoly bude pojednáno o důležitosti biodiverzity na Zemi. Dále se zaměřím na příklad toho, že diverzita je dynamická a rozhodně se nejedná o ukončený proces. Cílem by tedy měla být spíš ochrana celku s jeho samoregulačním potenciálem.

5.1 Definice a metodiky měření biodiverzity

Obecně biodiverzitou rozumíme rozmanitost druhů. Tato hodnota je pro život na Zemi naprosto nezbytná. Biota má nezastupitelný význam pro ekonomické, společenské, ekologické, biologické, genofondové a další funkce (Kolář et al. 2012). Přímý prospěch z biodiverzity pro lidstvo nacházíme v oblastech farmakologie, pěstování kulturních rostlin a živočichů, ekoturistiky, biologické kontroly škůdců, opylování, biotechnologií, rybářství atd. Nepřímý prospěch je jen těžko odhadnutelný (Boháč, 2000).

Australská charta přírodního dědictví (Australian Natural Heritage Charter)

hovoří o hodnotě přírody ve vztahu k rozlišovací identitě národa a pocitu domova. Kromě zajišťování fyzických potřeb přináší pohled na přírodu jako zdroj k zajišťování potřeb sociálních. Chráněny by podle ni měly být pouště stejně jako naleziště zkamenělin nebo starobylý vodní tok. Tím by mělo být dosaženo zachování biodiverzity, geodiverzity a ekosystémových procesů pro další generace (Australian Heritage Commission, 2002).

Druhovou diverzitu lze definovat jako počet genů nebo druhů na danou geografickou oblast. Tato kvantifikace je považována za jednu z nejsnadnějších. Ve skutečnosti je však i relativně jednoduchý ekosystém z hlediska počtu druhů velmi obsáhlý (Boháč, 1995). Proto byla pro alfa-diverzitu zavedena metoda sledující bioindikátory biodiverzity, jejichž monitoring není tak náročný (Boháč, 2000).

Vzhledem k aktuální klimatické změně je možné, že bude třeba hledat nové reprezentativní indikační druhy nejen bylinného patra. S postupným stoupáním horní hranice lesa se dá přepokládat, že bude třeba se při terénních výzkumech zaměřit na nové druhy. Proto jsou sledovány odpovědi organismů, které v minulosti byly zvoleny jako indikátory pro určitý typ prostředí. (Lehnert et al. 2013). V Národním parku Bavorský les byl proveden výzkum ohledně vhodných druhů ze skupiny cévnatých rostlin. Testovali vliv teploty na vybrané rostliny a hodnotili, zda dobře reflektují klimatickou změnu. Mimo jiné, zda jsou vhodné pro identifikaci některého z habitatů soustavy NATURA 2000. Teplota se ukázala být nejsilnějším faktorem pro vysvětlení proměny rostlinného společenstva na výškovém gradientu. Citlivá hranice pro distribuci rostlin se pohybovala mezi 1100mm a 1200mm. Areál rozšíření deseti ze sledovaných druhů byl zdola či shora omezen těmito hranicemi a řízen teplotou. Z výsledků byly navrženy tři stupně monitoringu podle intenzity vzorkování¹⁴ (Bässler et al. 2010).

Nově se ukazuje, že pro dynamiku celého systému je kromě počtu taxonů důležitá též jejich funkce v něm. Zohledněno je, jakých procesů se organismy účastní, jakou funkci v ekosystému jednotlivé druhy zastávají, jakými vlastnostmi přispívají k jeho existenci. Parametr, jež je sledován, se nazývá funkční diverzita (Matějka, 2007).

¹⁴ Studie byla provedena širěji pro celkem šest skupin na dvou modelech globálního oteplování. Ukázala nezbytné propojení organismů s prostředím a pět ze šesti skupin byly uznány za vhodné indikátory nejbližších klimatických změn (Bässler, et al, 2010).

5.2 Biodiverzita Šumavy

Šumavská rozmanitost je silně ovlivněna půdními, klimatickými a hydrologickými podmínkami stejně tak jako geografickou polohou pohoří a opomenuta by neměla být ani činnost člověka, přestože území bylo v nedávné minulosti hraničním pásmem. Biodiverzita je nejčastěji studována z hlediska lesních a nelesních biotopů. Menší pozornost byla věnována vlivu nadmořské výšky, půdních charakteristik, způsobu obhospodařování, chemismu vod a znečištění ovzduší na organismy. V posledních letech je monitoring na Šumavě intenzivnější. Komplexnějších studií zaměřených na výzkum biodiverzity bylo realizováno minimum, přestože jejich význam je pro zachování některých ekosystémů naprosto nepostradatelný. Navíc jich většina byla provedena na bavorském území (Bässler et al. 2009). Většina studií se také zaměřuje pouze na lokální měřítko (Boháč, 2000). NPŠ je rozlehlý, což má vliv na množství rozdílných habitatů. Území má tedy vysokou beta-diverzitu, což sice nabízí více možností pro výběr výzkumných ploch, zároveň je ale obtížné provést komplexní monitoring.

Již historické osídlení a rozmáhající se sklářství na Šumavě mělo za následek ovlivnění zdejší biodiverzity (Křenová, 2008). Postupně z krajiny vymizeli velcí spásači jako zubr evropský (*Biston bonasus*) a los evropský (*Alces alces*), kteří jsou řazeni k důležitým ekosystémovým inženýrům lesů středních poloh (Kolář et al. 2012). Značnou část porostu však člověk kvůli ekonomickým účelům nahradil smrkovou monokulturou. Dodnes se však zachovaly i porosty s relativně původní dřevinnou skladbou (Vrška et al. 2012).

Stejně jako lidská činnost v minulosti měla vliv na dnešní stav biodiverzity na území Šumavy, biodiverzita v budoucnu bude důsledkem současného managementu území.

5.3 Návrat na stanoviště

Většina přísně chráněných území na celém světě byla vyhlášena v dříve hospodářsky užívaných oblastech. Ale už je méně důkazů o tom, že přísná ochrana má i v krátkodobém horizontu desítek let pozitivní vliv na ohrožené druhy. Jedním z důvodů je nedostatečná možnost pozorovat vývoj ploch po přírodním narušení. Pouze minimum studií zabývá návratem druhů na chráněná území po velkoplošné přírodní disturbanci (Bässler & Müller, 2010).

Studie z Národního parku Bavorský les z roku 2006 ukázala, že je možné opětovné rozšíření tzv. „dead living species“. Termín označuje druhy, jejichž pravděpodobnost přežití v delším časovém horizontu je velmi nízká. Druh *Antrodiella Citrinella Niemelä Ryvardeen*, která byla hlavním předmětem studie, se v národním parku nacházel pouze na dvou malých izolovaných stanovištích s přísně chráněnými starými lesy (Bässler & Müller, 2010). *Antrodiella citrinella* (outkovečka citronová) patří mezi Basidiomycota. Její vývoj je silně vázán na hnilobou troudnatce pásovaného (*Fomitopsis pinicola*) rozložených kmenech jehličnanů a je na Červeném seznamu ČR (Holec & Beran, 2006). Vzorky byly odebírány z celkem 290 ploch ve výškovém rozmezí 650 až 1430 mnm. Byly vybrány tak, aby komplexně sledovaly výškový gradient. Data pochází jak ze smíšených lesů, tak horských smrčín. Přítomnost či absence *A. citrinella* byla posuzována na základě nálezu plodnic. Ve výsledku byla houba nalezena na 70 z 90 sledovaných stanovišť s tlejícím dřevem smrku ztepilého. Matematický model odhalil, že tlející dřevo je nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím její výskyt (Bässler & Müller, 2010).

Z analýzy vyplynulo, že zvýšené množství ponechané dřevní hmoty (mezi 134-224 m³ha⁻¹) umožnila houbě obsadit širší areál. Do té doby *A. citrinella* přežívala v opravdu malých populacích ve zbytcích nedotčených lesů. Výsledky svědčí o tom, že přírodní velkoplošné disturbance mají i v bývalých hospodářských lesích své opodstatnění. Umožnily návrat vzácného a ohroženého druhu, který by jinak nenávratně vymřel. Pasivní management bezzásahovosti tedy má důležitou funkci pro biodiverzitu, přestože přírodní dynamika zejména horských smrčín působí rozporuplně a vyvolává diskuze o tzv. záchranné těžbě (Bässler & Müller, 2010)

A. citrinella je důkazem, že krajina neztrácí svůj potenciál obnovit původní společenstva. Publikované údaje podporují názor, že má smysl zvětšovat bezzásahová území i o plochy, kde byl v minulosti uplatněn určitý hospodářský způsob, ale která neztratila potenciál k renaturalizaci a je pravděpodobné osídlení druhu, které je možné považovat za indikátory přírodě blízkých lesů.

5.4 Diverzita bylinného patra v horských lesích

Dominantou horské smrčiny (biotop L9, Chytrý et al. 2001) je smrk ztepilý (*Picea abies*), jehož korunový zápoj zde kolísá mezi 30 a 90%. Již menší podíl tvoří listnaté stromy, z nich především javor klen (*Acer pseudoplatanus*) a jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Bylinná etáž bývá zastíněná a její pokryvnost má proměnlivý charakter.

Výrazně vyvinutější je patro mechové, které může u rašelinných smrčín zakrývat až z 90% půdní povrch (Chytrý et al. 2001). Při masivním odumření mateřského stromového patra se najednou výrazně změní osluněnost půdy a další podmínky, které dále ovlivní i podrost (Kindlmann et al. 2012).

Mezi smrčinami jsou, co se týká bylinného patra, nejbohatší horské papratkové smrčiny (L9.3). Už podle názvu vyplývá, že hlavní dominantou je papratka samičí (*Athyrium distentifolium*). Hojně se vyskytují i subalpínské druhy vyššího vzrůstu havez česnáčková (*Adenostyles alliariae*), mléčivec horský (*Cicerbita alpina*), šťovík alpský (*Rumex alpesris*), ptačinec hajní (*Stellaria nemorum*), kýchavice bílá Lobelova (*Veratrum album subsp. lobelianum*) aj. Objevují se zde i druhy, jejichž životní optimum najdeme spíše v bučinách. Jsou to bukovník kaprad'ovitý (*Gymnocarpium dryopteris*), pstroček dvoulistý (*Maianthemum bifolium*) nebo kokořík přeslenitý (*Polygonatum verticillatum*). Časté jsou zde i v rašelinných a podmáčených smrčinách se nacházející třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*), kaprad' rozložená (*Dryopteris dilata*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*). Samozřejmě nechybí ani montánní druhy jako podbělice alpská (*Homogyne alpina*) a sedmikvítek evropský (*Trientalis europaea*) nebo plavuň pučivá (*Lycopodium annotinum*), které se vyskytují ve všech třech typech smrčín (Chytrý et al. 2001).

Charakteristickým druhem je dřípátka horská (*Soldanella montana*) z rodu prvosenkovitých (*Primulaceae*). Je typickou rostlinou horských smrkových lesů a rašelinných luk (Kubát et al. 2002). Je zařazena mezi ohrožené druhy. Obdobně také bříza pýřitá (*Betula pubescens*) (Chytrý et al. 2001).

Obecně se smrčiny přirozeně nacházejí ve vyšších nadmořských výškách či podmáčených oblastech (Chytrý et al. 2001). Tyto podmínky mají samozřejmě vliv na zastoupení druhů bylinného patra (Čížková et al. 2011). Druhovátost ale nikoliv funkční diverzita bylinného patra klesá se vzrůstající nadmořskou výškou¹⁵ (Matějka, 2007). Vliv na strukturu bylinné etáže lesa má kromě toho i sklon terénu a množství a kvalita rozkládajícího se dřeva (Čížková et al. 2011). Povaha stromového patra ovlivňuje byliny také v době před rozpadem mateřského porostu. Dobře znám je efekt smrků, jejichž opad je silně kyselý a je tedy příčinou změny půdních podmínek (Kolář

¹⁵ Data z fytocenologických snímků byla sbírána po dobu 50 let. Celková druhová bohatost byla spíše neměnná. U dalších ukazatelů jako třeba Simpsnův index nebo Rao koeficient (funkční diverzita) došlo k nárůstu. S rostoucí nadmořskou výškou ubývá druhová diverzita bylinného patra v lesích. Pokles funkční diverzity ovšem pozorovaný nebyl. Až v polohách přibližně nad 1200 mnm byl sledován mírný pokles počtu funkčních skupin druhů (S_{Rao}). Index do určité velmi nízké hranice celkového počtu druhů přímo nezávisí na počtu druhů ve společenstvu (Matějka, 2007).

et al. 2012). Z toho vyplývá, že i věková struktura lesa je důležitým faktorem. Je to jedna z podmínek určující množství opadu a zastíněnosti.

Od roku 2007 probíhá na území NPŠ projekt Biomonitoring zaměřený na horské lesní ekosystémy ponechané samovolnému vývoji (Čížková et al. 2011). V jejím rámci byl pro každou plochu vypracován mimo jiné i vegetační snímek. K roku 2014 bylo změřeno 750 ploch z celkových 1111, které jsou vytyčeny v oblastech horských smrčín a rašelinných lesů (Lencová, 2015).

Kompletní soubor dat byl statisticky zpracován a byly zjištěny následující zákonitosti: přibývající heterogenita prostředí v důsledku zvyšujících se jednotlivých proměnných znamená též bohatší diverzitu bylinného patra. Rozvoji bylin naopak brání velký podíl zmlazených semenáčků smrku a ostatních dřevin. Z měřených charakteristik měly na diverzitu bylinného patra vliv nadmořská výška, sklon svahu a plocha mrtvého dřeva (Lencová, 2015).

Podobná studie pochází z německého Národního parku Alpine Berchtesgaten, kde byl proveden podobný výzkum týkající se změny alfa-diverzity více skupin organismů na stanovištích po rozpadu stromového patra v důsledku gradace kůrovcové populace. Plochy byly umístěny v bezzásahových zónách a oblastech horských smrčín. Celkem bylo sledováno 326 druhů cévnatých rostlin. Analýzou naměřených dat bylo zjištěno, že existuje pozitivní korelace přímé radiace slunečního záření s objemem mrtvého dřeva a také s pokryvností a výškou rostlin a křoví, negativní pak pro objem stojícího živého dřeva. Negativní korelace se projevila i mezi stromovým porostem a množstvím záření dopadajícího na zemský povrch, pokryvností bylinného patra a výškou podrostní vegetace. Podobné vztahy potvrdila i data z výše popsaného projektu Biomonitoring. Zajímavé, avšak nikoliv nutně popírající předchozí výzkum, je, že v souboru německých dat nebyl významný rozdíl mezi densitou druhů na severních a jižních svazích (Winter, 2015).

Dlouhodobá pozorování na Šumavě, v Krkonoších a Orlických horách ukazují, že složení rostlinných společenstev se téměř nemění. Druhy přežívají v ekosystému v dostatečně silných populacích i po rozpadu stromového patra a invaze nových druhů je též ojedinělá (Matějka, 2010).

V NP Alpine Berchtesgaten byla sledována také doba, od které dochází k obnově ekosystémů. Plochy byly rozřazeny do skupin: 3 roky a 17 – 25 let po napadení. Vývoj a změny populací pak byly vztaženy k počáteční a pokročilé fázi vývoje lesních ekosystémů po jejich velkoplošné disturbanci. V průběhu prvních 25-ti let sukcese narůstala densita bylinného patra oproti mateřskému porostu. Přechod

společenstev směřoval spíš k vyššímu počtu rostlin náročných na světlo a dusík (Winter, 2015). Vysvětlením celkového nárůstu může být efekt probíhající disturbance. Ta do určité míry může zvyšovat diverzitu oblasti. Při pomalém ústupu stávajících bylin se zároveň objevují nové, dokud není vliv disturbance natolik silný, že původní společenstvo zcela vyhubí (Matějka, 2007).

Časový rámec změn lze předpokládat v rozmezí několika desetiletí. Z výsledků bylo dovozeno, že pokud je cílem managementu v horských smrčínách udržení biodiverzity, je vhodné ponechat dostatečný prostor pro rané stádium a podporovat všechny organismy a procesy spojené s rozvolněním stromového patra v plném rozsahu. Nebyly zaznamenány žádné významné změny během sukcesních stádií v počtech rostlin, které figurují na červeném seznamu (Winter, 2015).

Podobný názor sdílí i autorky jedné studie v NPŠ (Nováková & Edwards-Jonášová, 2015). Na plochách, kde bylo bezprostředně po velkoplošné disturbanci zasahováno, je zásah i po 15-ti letech zřejmý. Jsou jím často způsobeny velké změny ve stanovištních podmínkách. Rostlinám bylinného patra se tím pádem na holinách daří méně než v bezzásahových oblastech. Existují doporučení pro přístup bezzásahovosti pro oblasti horských smrčín jako nejlepší řešení pro obnovu ekosystému. Technické zásahy mohou být doprovázeny i manipulací se zeminou. Zvláště půdy ohrožené introskeletovou erozí by mohly být v důsledku mechanizace narušeny a tím znemožněn vývoj bylinného patra (Matějka, 2010).

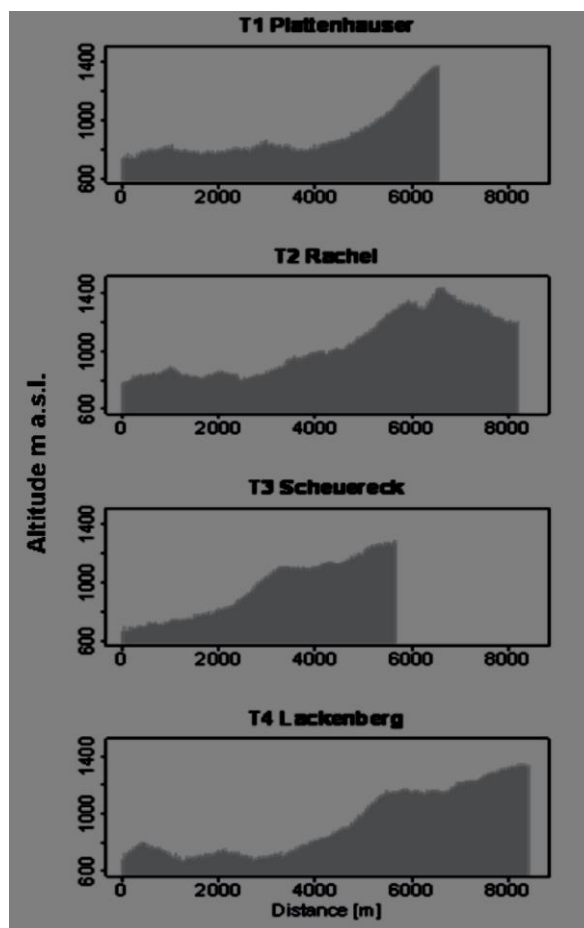
K samovolným změnám ve struktuře bylinného patra nedochází, pokud ze stanoviště není odvezena dřevní hmota. Po těžbě běžně následuje rozvoj pasekové vegetace. Na plochách, kde dominují trávy, kde přirozená obnova probíhá minimálně a kde proběhlo odstranění dřevní hmoty, ke změně charakteru bylinného patra došlo (Matějka, 2010).

6 Biodiverzita a výškový gradient – projekt BIOKLIM

V závislosti na klimatické změně probíhají i z hlediska lidského pozorování nebyvalé změny v druhové rozmanitosti. Pro porozumění těmto změnám je třeba zmonitorovat současný stav a pokusit se vysvětlit závislosti druhů na jejich životním prostředí. Zjistit, jak koreluje dynamika biodiverzity, procesy v ekosystémech spolu s abiotickými faktory. Pro daný účel byl na území Bavorského lesa proveden projekt BIOKLIM (Biodiverzity and Climate Change Project, Bässler et al. 2009). Jedná se o unikátní projekt svým rozsahem. Díky použitým metodikám odběru lze získaná data

porovnat s výzkumy po celém světě, byť jich zatím bylo provedeno jen minimum. Podle autorů je nezbytné určit nejvhodnější bioindikátory dopadů změny prostředí na přirozená společenstva s ohledem na globální změnu. Výzkum by mohl vést k objasnění několika otázek vyplývajících z této situace. Které habitaty a druhy mohou v důsledku změny ubývat až budou úplně ztraceny? Jaké zpoždění mezi klimatickou a ekologickou změnou lze očekávat? Jaký vztah bude mezi změnou klimatu a modelem vymírání druhů? (Bässler et al. 2009)

Na území Bavorského lesa byly vytyčeny čtyři transekty s celkem 293 plochami tak, aby byl sledován výškový gradient od 650 do 1420 metrů nad mořem. Ohled byl u některých skupin brán kromě gradientu nadmořské výšky také na gradient struktury lesa.¹⁶ Dva transekty se nachází v bezzásahové zóně a dva na území, kde je proti škůdcům zasahováno. Většina ploch v bezzásahové zóně je umístěna na území, kde v minulosti proběhlo masivní odumírání stromového patra v důsledku gradace kůrovcových populací. Design vzorkovacích ploch splňuje kritéria dostatečného množství replikací¹⁷ pro každou nadmořskou výšku. Nicméně je také ovlivněn kritérii praktického provedení. Transekty a jednotlivé plochy jsou na místě vyznačeny trvale, čímž by měla být usnadněna práce při dalších studiích. Faktorem pro výběr ploch bylo i spravedlivé zastoupení hlavních typů rostlinných společenstev (Bässler et al. 2009).



Obrázek 2 Projekt BIOKLIM - výškové profily zkoumaných transektů

¹⁶ Z těchto dvou faktorů (gradient struktury lesa a nadmořské výšky) pak vyplývá množství sledovaných území pro jednotlivé taxony. Na 293 plochách byly sledovány cévnaté rostliny, kapradiny, houby vázané na dřevní hmotu a ptáci. Už jen na 180 plochách byly umístěny letové nárazové pasti (flight interception traps) na brouky, ploštice a další. Na 180 polohách byly rozmístěny i padací pasti (pitfall traps) na odchyt sekáčů, pavoukovic atd. Z oněch 180 ploch bylo 113 vybráno pro studium měkkýšů, mechů a lišejníků. Na 36 plochách byly mýry a pestřenky lapány pomocí světelných pastí, srpice pomocí Malaiseho pastí.

¹⁷ Pro každou nadmořskou výšku existuje minimálně 23 ploch. Jednotlivé plochy jsou od sebe v rámci transektu vzdáleny 100m.

Význam projektu tkví kromě vytyčení ploch sledujících výškový přechod i v rozsahu sledovaných taxonů. Studie je zaměřena na cévnaté rostliny, houby vázané na dřevní hmotu, ptáky, střevlíkovité brouky, pavouky a měkkýše. Cílem bylo sesbírat data napříč vědními disciplínami a ne se soustředit pouze na jediný druh. Extrapolace podle autorů totiž může vést k problémům při interpretaci. Gradient výšky byl sledován, protože autoři předpokládali, že se jedná o řídicí faktor rozložení jednotlivých společenstev (Bässler et al. 2009). Vliv nadmořské výšky je převážně nepřímý. S rostoucí nadmořskou výškou se snižuje průměrná teplota vzduchu a mění se další klimatické parametry jako srážky, což má vliv na druhovou bohatost vegetace (Theurillat & Guisan, 2001). Směrem vzhůru se snižuje hloubka půdního horizontu (Doležal & Štůrek, 2002). Namísto nadmořské výšky lze použít také strukturu lesa. Je známo, že lesní pásma velmi dobře korelují s nadmořskou výškou (Theurillat & Guisan, 2001).

Základní popis abiotických faktorů jako expozice vůči světovým stranám či nadmořská výška byl převzat z Geografických informačních systémů (GIS). Data o teplotě a vlhkosti byla z důvodu lepší reprezentativnosti zprůměrována z pěti meteorologických stanic. Na každé ploše byly odebrány čtyři vzorky půdy pro zjištění kapacity výměny kationtů, stupeň nasycení sorpčního komplexu bazickými kationty (base saturation) a poměr C/N. Pro výpočty byl použit matematický model DTM (Digital terrain model). Celkové životní prostředí bylo zjištěno z terénního monitoringu a měření,¹⁸ leteckých snímků a metodou LiDAR (Bässler et al. 2009).

Získaná data o taxonomických skupinách, stromovém patře, geografických a půdních faktorech, struktuře porostu, množství rozkládající se dřevní hmoty atd. byla shrnuta do několika databází. Ty má na starosti Správa Národního parku Bavorský les, která vedla celý výzkum za podpory Bavorského státního ministerstva pro životní prostředí, veřejné zdraví a ochranu spotřebitele. Tím by mělo být zaručeno, že zůstanou nepozměněná oproti původnímu stavu a tedy pokud možno co nejpřesnější (Bässler et al. 2009).

Výsledek potvrdil původní předpoklad, že nadmořská výška je skutečně řídicí silou pro výskyt sledovaných taxonů. Očekávání je tedy takové, že pokud existuje silná závislost teploty na nadmořské výšce, pak teplota bude mít i velký vliv na rozložení skupin organismů. Studie by pak byla vhodným nástojem pro sledování dopadů klimatických změn. Gradient struktury lesa je způsoben především množstvím dřevní

¹⁸ Například pro průměr stromu (DBH - diameter at breast height), vizuálním odhadem byly určeny mocnosti vrstev humusu a podzolu. Na základě těchto dat byla vypočtena i půdní bilance vody.

hmoty, která se na jednotlivých plochách nachází. Vhodná intenzita budoucího managementu by tedy mohla být odvozena mimo jiné z dat, které The BIOKLIM poskytl. Mohly by tak být odvozeny prahy nenapravitelných ekologických škod (thresholds) a klíčová kritéria pro spravování horských lesů. A to tak, aby byla zohledněna péče o les i ochrana přírody s důrazem na klimatické změny (Bässler et al. 2009). Část nasbíraných vzorků a dat je stále ještě analyzována, ale do současnosti bylo z tohoto projektu publikováno mnoho odborných článků (Lehnert et al. 2013, Müller et al. 2010).

6.1 Další výzkumy na výškovém gradientu

Další podobnou studií, jež se zabývala vlivem výškového gradientu byla například The IBISCA¹⁹ (Investigating the Biodiversity of Soil and Canopy Arthropods) z Národního parku Lamington v australském Queenslandu. Cílem bylo nalézt co nejcitlivější druhy ke klimatické změně v deštném pralese. Metodika permanentních ploch sledujících gradient nadmořské výšky i použité odchytové pasti byly stejné jako v projektu BIOKLIM, celkově byl projekt méně rozsáhlý. Sběr byl prováděn jen na 20 stanovištích ve výškovém rozmezí 300-1100mm (Kitching et al. 2011).

Podle studie z Bavorského lesa celková bohatost členovců klesá spolu s nadmořskou výškou, nárůst nenastal ani na přechodech mezi jednotlivými ekologickými zónami porostu. Nejtěsněji byly ovlivněny fytofágní organismy kromě xylofágního hmyzu. Ve výšce 1000 mm, kde dominuje smrk přirozeně, vzrostl počet ploštic specializujících se na smrky až na dvojnásobek. Výzkum ukazuje ohrožení těchto členovců s globálním oteplováním, zároveň však rozvoj všech fytofágů i ve vyšších nadmořských výškách (Röder et al. 2013).

Počet horských jedinců kmene měkčů také klesá s přibývajícím nadmořskou výškou. To se ale netýká výskytu slimáčníka horského (*Semilimax kotulae*), který je považován za endemita střední Evropy a vlivem globálního oteplování pravděpodobně vyhyne. Ve výšce 1100 až 1200 byla zaznamenána změna trendu. Jedná se o ekoton mezi smíšenými bukojedlosmrkovými lesy a horskými smrčinami. Celková abundance závisela především na věkové struktuře stanoviště (Müller et al. 2009).

Aktuálně probíhá celosvětový projekt GLORIA²⁰ (Global Observation Research Initiative in Alpine Environments), který se zaměřuje na dlouhodobý monitoring.

¹⁹ Webová stránka projektu: <https://odnature.naturalsciences.be/ibisca/>

²⁰ Webové stránky projektu: <http://www.gloria.ac.at/>

Cílem je objasnit odpovědi alpské bioty na klimatickou změnu. Má posoudit rizika změny na ztrátu biologické rozmanitosti od regionálního po velkoplošné měřítko. Klade si za cíl najít globální indikátory dopadů na polopřirozená prostředí. Cévnaté rostliny se staly hlavním předmětem zájmu, protože je dokáže identifikovat více specialistů, než třeba mechorosty. Běžnou vlastností horských druhů je dlouhověkost. Je dobře prozkoumán jejich ekologický a geologický rozsah a význam pro ekosystém (Pauli et al. 2015).

Na české straně Šumavy proběhl výzkum podél výškového gradientu na skupině makromycetů (Lepšová & Matějka, 2009). Transekt byl složen z permanentních ploch na kopci Plechý, kde se nachází smíšené horské bučiny až přirozeně se vykytující horské smrčiny (6. – 8. lesní vegetační stupeň, 1020 – 1370 mnm). Sledované druhy byly rozděleny do tří ekologických skupin ektomykorhizní, saprotrofní a lignikolní. Houby se podílí na dekompozici dřevní hmoty a jsou tím pádem neopomenutelnou složkou obnovy horských lesů. Z výsledků vyplývají následující zjištění. Nejsilnější trend byl mezi výskytem druhů a nadmořskou výškou. Ta samozřejmě souvisí s charakterem vegetace a kvalitativní nabídkou substrátu. Sprotrofové podporují tuto korelaci nejtěsněji. Ektomykorhizní houby se téměř nevyskytovaly na disturbovaných plochách, což mohlo být způsobeno také limitací suchem ve druhém roce studie. Pro vzácné druhy lignikolních hub má stěžejní význam tlející dřevo dominantní dřeviny.²¹ Některé se vyskytují i v Červeném seznamu České republiky. Obecně bylo více hub vázáno na bukové než smrkové dřevo.

Studie měly mnohem menší rozsah taxonů oproti projektu BIOKLIM. Bavorská studie byla modelována tak, aby v sobě zahrнула metodiky ostatních projektů, čímž může dojít i přes původně rozdílný přístup k adekvátnímu srovnání (Bässler et al. 2009).

²¹ Na smrkovém dřevě byly z Červeného seznamu ČR nalezeny pevník vonný (*Cystostereum murraii*) (NT), bělochoroš fialovějící (*Leptoporus mollis*) (NT), ohňovec ohraničený (*Phellinus nigrolimitatus*) (NT), bělochoroš vlnitý (*Postia undosa*) (VU). Další významné druhy, které jsou vázány na smrk ztepilý jsou: *Veluticeps abietina* (bez českého ekvivalentu), ohňovec isabelový (*Phellinus viticola*), smolokorka pryskyřičnatá (*Ischnoderma benzoinum*), helmovka zelenobřítá (*Mycena viridimarginata*) a šafránka ozdobná (*Tricholomopsis decora*).

7 Praktická část – soubory dat z NP Bavorský les

7.1 Výsledky a interpretace

Na plochách z datového souboru BIOKLIM se průměrně vyskytovalo 12,6 druhů. Minimálně byly na ploše zjištěny 2 druhy, maximální počet byl 43 druhů. Průměrná pokryvnost jehličnanů činila 52,82% a listnatých stromů 13,70%. Hodnoty pokryvnosti mrtvého dřeva byly: průměrně 11,65%, minimálně 0% a maximálně 60% (Tab. 1). Největší počet druhů byl zaznamenán na plochách kolem 850 mm.

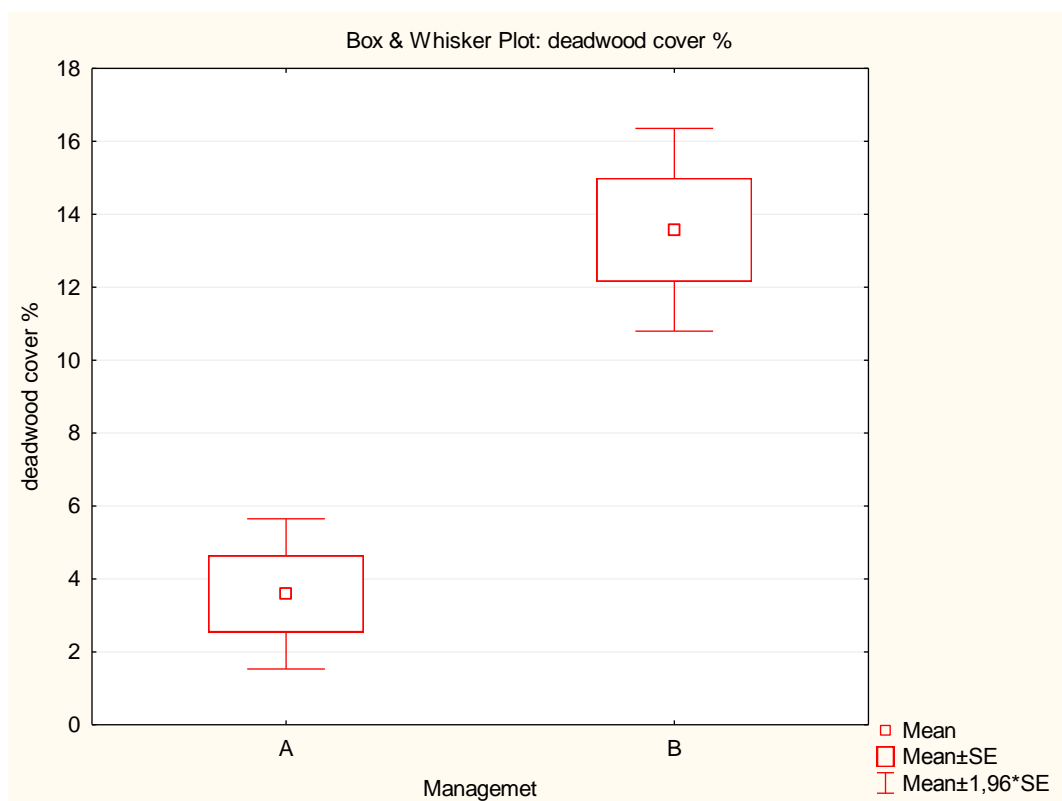
Tabulka 1: Základní statistika pro datový soubor BIOKLIM - smrčiny. Uvedeny jsou průměry, minimální a maximální hodnoty a směrodatná odchylka.

	valid N	mean	min	max	SD
Počet druhů	114	12,61	2,00	43,00	7,84
Mrtvé dřevo pokryvnost [%]	114	11,65	0,00	60,00	13,01
Jehličnaté stromy pokryvnost [%]	114	52,82	0,00	142,00	42,96
Listnaté stromy pokryvnost [%]	114	13,70	0,00	80,00	18,01
Nadmořská výška [m n.m.]	114	990,15	655,00	1419,52	243,61

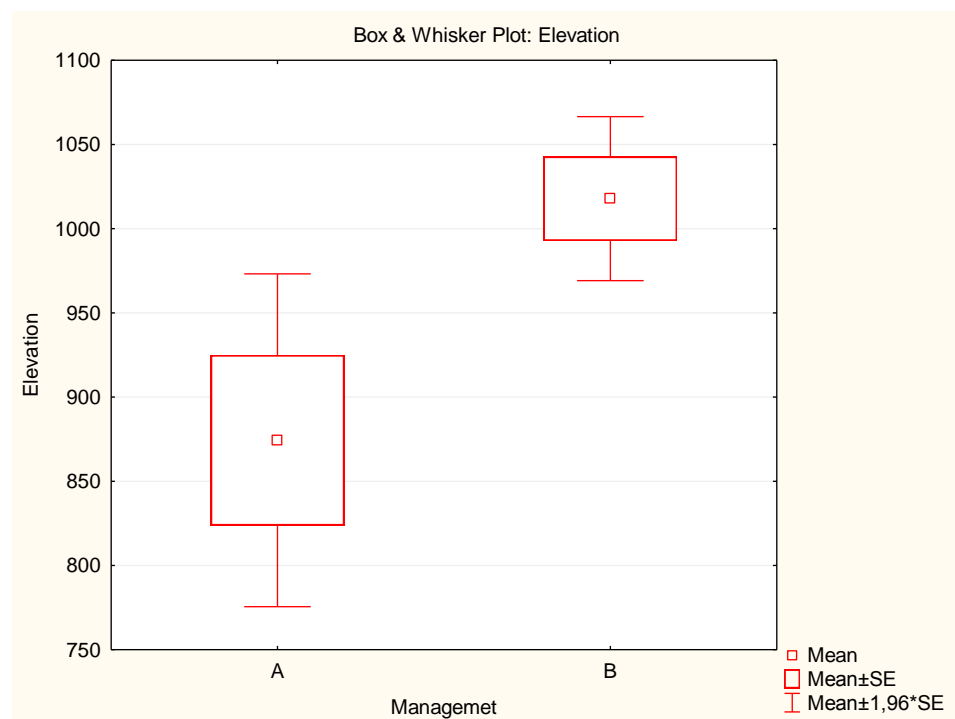
Párový t-test mezi plochami s managementem A (obhospodařované) a B managementem (bezzásahové) ukázal (Tab. 2) jako statisticky významný rozdíl v podílu mrtvého dřeva (Obr.: 3), v nadmořské výšce (Obr.: 4) a celkové pokryvnosti smrků (Obr.: 5). Pro počet druhů rostlin nebyl prokázán signifikantní rozdíl plochami z oblastí s různými mezi aplikovanými typy managementu.

Tabulka 2: Párový t-test mezi plochami s managementem A (obhospodařované) a managementem B (bezzásahové). Signifikantně rozdílné hodnoty ($p < 0,05$) jsou vyznačeny tučně.

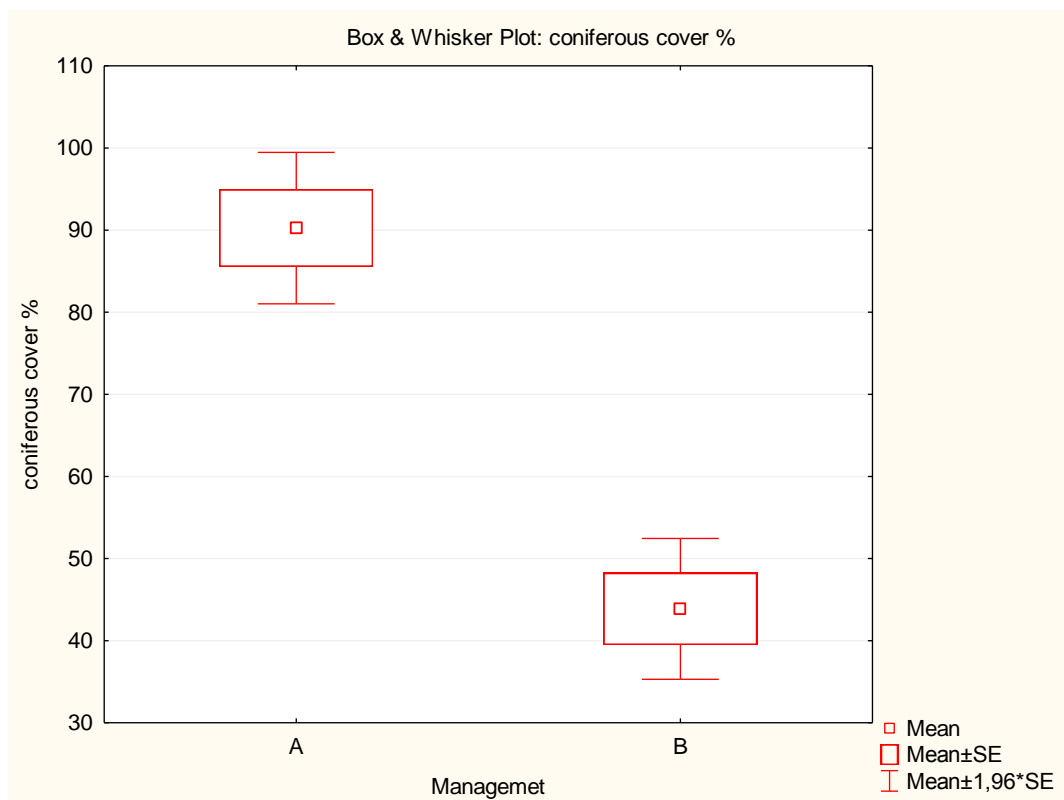
	Počet druhů	Mrtvé dřevo pokryvnost [%]	Listnaté stromy pokryvnost [%]	Jehličnaté stromy pokryvnost [%]	Nadmořská výška [m n.m.]
mean A	12,41	3,59	15,61	90,25	874,38
mean B	12,66	13,58	13,24	43,88	1017,84
t-value	-0,14	-3,38	0,55	5,01	-2,54
df	112	112	112	112	112
p	0,89	0	0,58	0	0,01
valid N A	22	22	22	22	22
valid N B	92	92	92	92	92
SD A	7,64	4,93	21,45	22,07	236,51
SD B	7,93	13,61	17,18	41,95	238,27
F-ratio variances	1,08	7,62	1,56	3,61	1,01
p variances	0,89	0	0,16	0	1



Obrázek 3: Více mrtvého dřeva je v bezzásahových zónách.

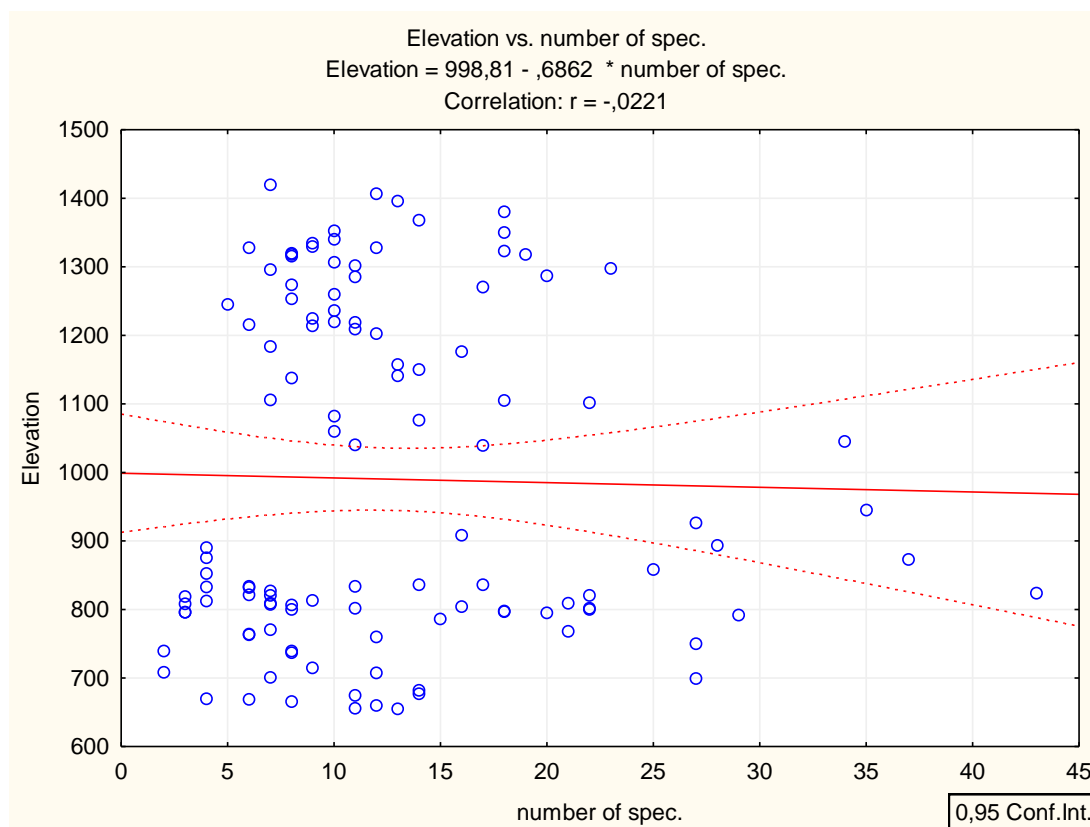


Obrázek 4: Nadmořská výška je statisticky významná při uplatňování vhodného managementu.



Obrázek 5: Statistický rozdíl mezi aplikovým managementem je v zastoupení smrku.

Závislost mezi počtem druhů a nadmořskou výškou (obr. 6) se nepodařilo prokázat. Obdobně nepůkazný vztah byl zjištěn také mezi počtem druhů a managementem (GLM – Generalized linear model, separate slope) (Obr. 7 a Tab. 3).

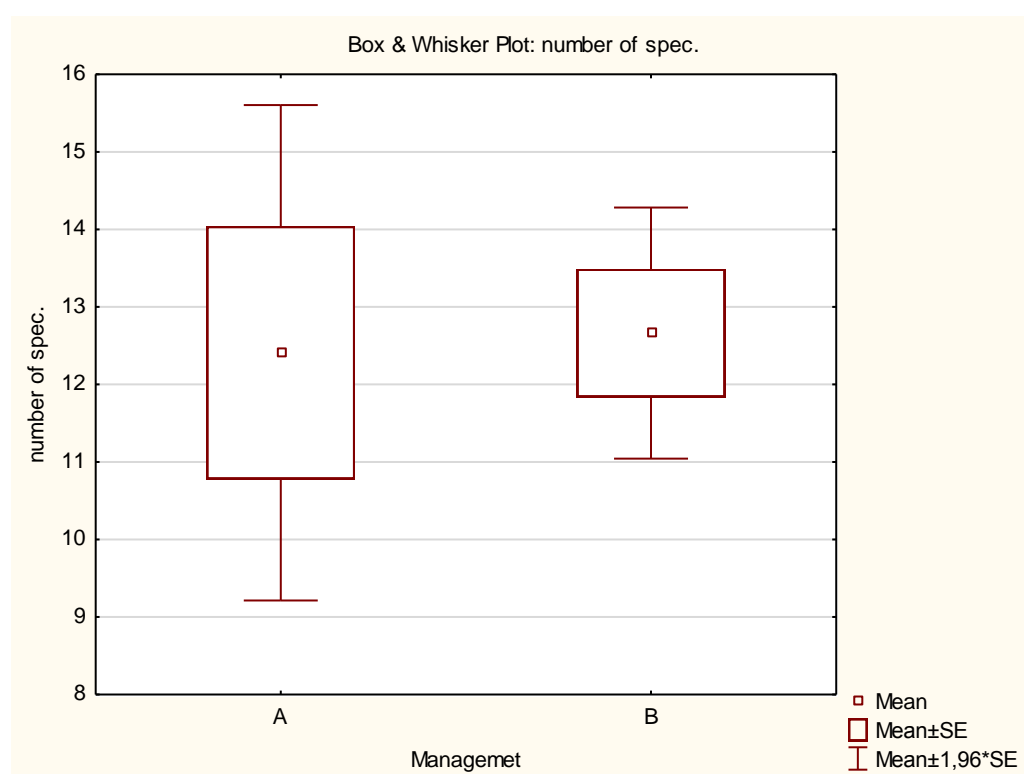


Obrázek 6: Počet druhů se ve smrčinách zásadně nemění s nadmořskou výškou.

Pro data s logaritmickou tranformací $\text{Log}(x+1)$ byla provedena Analýza rozptylu (Analysis of variance – ANOVA) pro testování vlivu managementu (Tab. 3).

Tabulka 3: ANOVA pro vliv managementu A (obhospodařované lesy) a managementu B (bezzásahové lesy). Signifikantně rozdílné hodnoty ($p < 0,05$) jsou vyznačené tučně.

	effect	SS	dF	MS	F	p
Počet druhů	Mang	0	1	0	0,006	0,936
Mrtvé dřevo pokryvnost [%]	Mang	3,486	1	3,486	15,2	,000*
Jehličnaté stromy pokryvnost [%]	Mang	9,424	1	9,424	18,42	,000*
Listnaté stromy pokryvnost [%]	Mang	0,029	1	0,029	0,063	0,803
Počet druhů * Mrtvé dřevo pokryvnost [%]	Mang	0,88	7,556	2	111	,001*



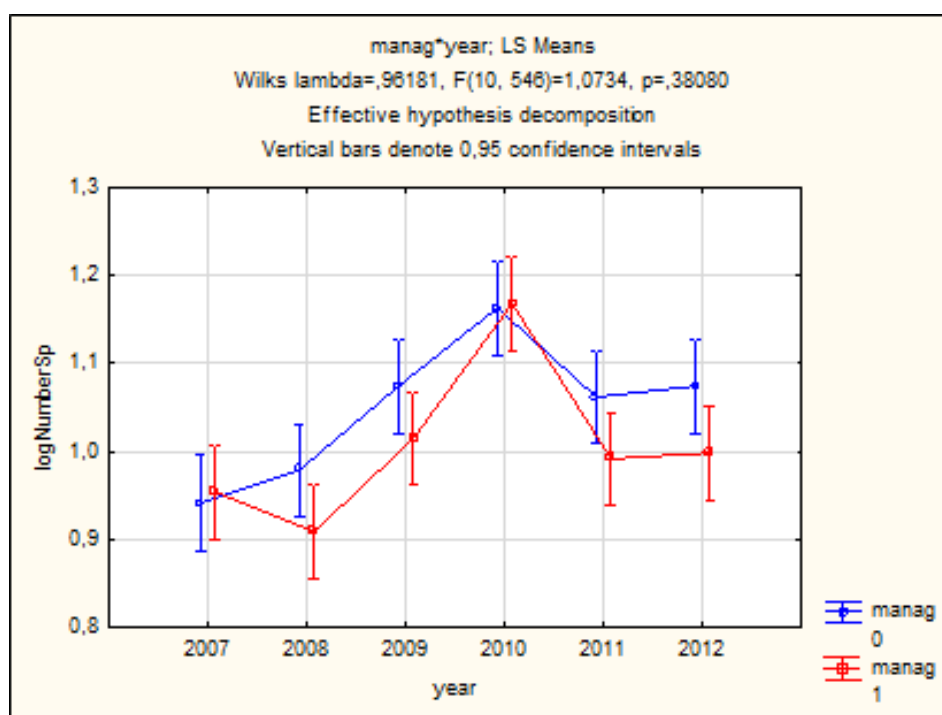
Obrázek 7: Nebyl zjištěn rozdíl počtu druhů v závislosti na aplikovaném managementu.

Data v druhém souboru POLOM mají charakter opakovaných měření s počátkem v roce 2007. Při vyhodnocení vlivu managementu na počet druhů se efekt roku ukázal být signifikantní (Tab. 4). Trendy v polomových plochách vyklizených i ponechaných bez zásahu byly obdobné. V obou případech byl v prvních letech zaznamenán nárůst druhů rostlin (Obr. 8), ale interakce managementu a počtu druhů

signifikantní nebyla. Oba typy ploch měly podobnou výchozí pozici, co se týká převládajících rostlin bylinného patra. Vyskytovaly se v nich podobné dominanty.

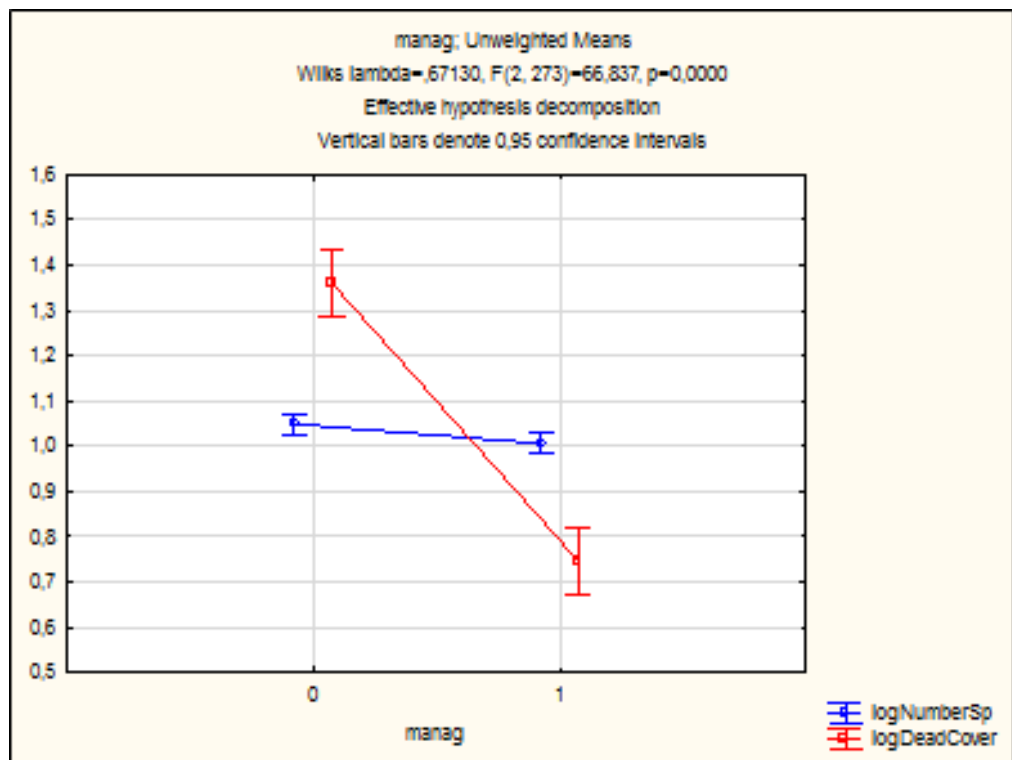
Tabulka 4: ANOVA – repeated measures pro vliv managementu a roku na počet druhů a pokryvnost mrtvého dřeva. Signifikantně průkazné hodnoty ($p < 0,05$) jsou vyznačeny tučně.

Repeated measures Počet druhů	effect	SS	dF	MS	F	p
	manag	0,671	66,84	2	273	0,000*
	year	0,733	9,19	10	546	,000*
	manag*year	0,962	1,07	10	546	0,381



Obrázek 8: Na vyklizených a ponechaných polomových plochách není výrazný rozdíl v počtu druhů rostlin.

Největší pokryvnost v letech 2007 a následně i v roce 2010 měly *Athyrium distentifolium*, *Calamagrostis villosa*, *Deschampsia flexuosa* a *Vaccinium myrtillus*. Na vyklizených lokalitách dominovala oproti bezzásahovým plochám také *Luzula sylvatica* a vyskytovalo se zde více *Fagus sylvatica*. Z hlediska managementu byl zjištěn rozdíl v pokryvnosti mrtvého dřeva (Obr. 9), ale nebyl zjištěn signifikantní rozdíl v počtu druhů vyšších rostlin.



Obrázek 9: Bezzásahové plochy (0) se liší od vyklizených (1) v množství mrtvého dřeva, ale už není statisticky významný rozdíl v počtu druhů.

Výrazný relativní nárůst v pokryvnosti za tři roky na bezzásahových lokalitách (Tab. 10) byl zaznamenán u druhů *Athyrium distentifolium* (nárůst o 58%), *Calamagrostis villosa* (31%), *Carex echinata* (110%), *Deschampsia flexuosa* (34%), *Epilobium angustifolium* (170%), *Rubus idaeus* (205%), *Sorbus aucuparia* (78%), *Trientalis europaea* (nárůst o 833%) a *Vaccinium myrtillus* (14%). Menší celková pokryvnost, ale výrazný nárůst byl zjištěn u druhů *Betula pendula* (500%) a *Salix caprea* (800%). Pokryvnost vdále zrostla u druhů *Blechnum spicant* (63%) a *Carex canescens* (25%).

Na vyklizených plochách (Tab. 10) byly zastoupeny a abundance vzrostla u těchto tří druhů: *Athyrium distentifolium* (nárůst o 44%), *Calamagrostis villosa* (7%), *Carex canescens* (244%), *Deschampsia flexuosa* (53%), *Fagus sylvatica* (23%), *Luzula sylvatica* (57%), *Oxalis acetosella* (133%), *Picea abies* (30%), *Rubus idaeus* (440%) a *Rumex acetosella* (171%). Menší celkové pokryvnosti byly u druhů *Carex leporine* (154%), *Maianthemum bifolium* (333%), *Salix caprea* (700%) a *Trientalis europaea* (540%).

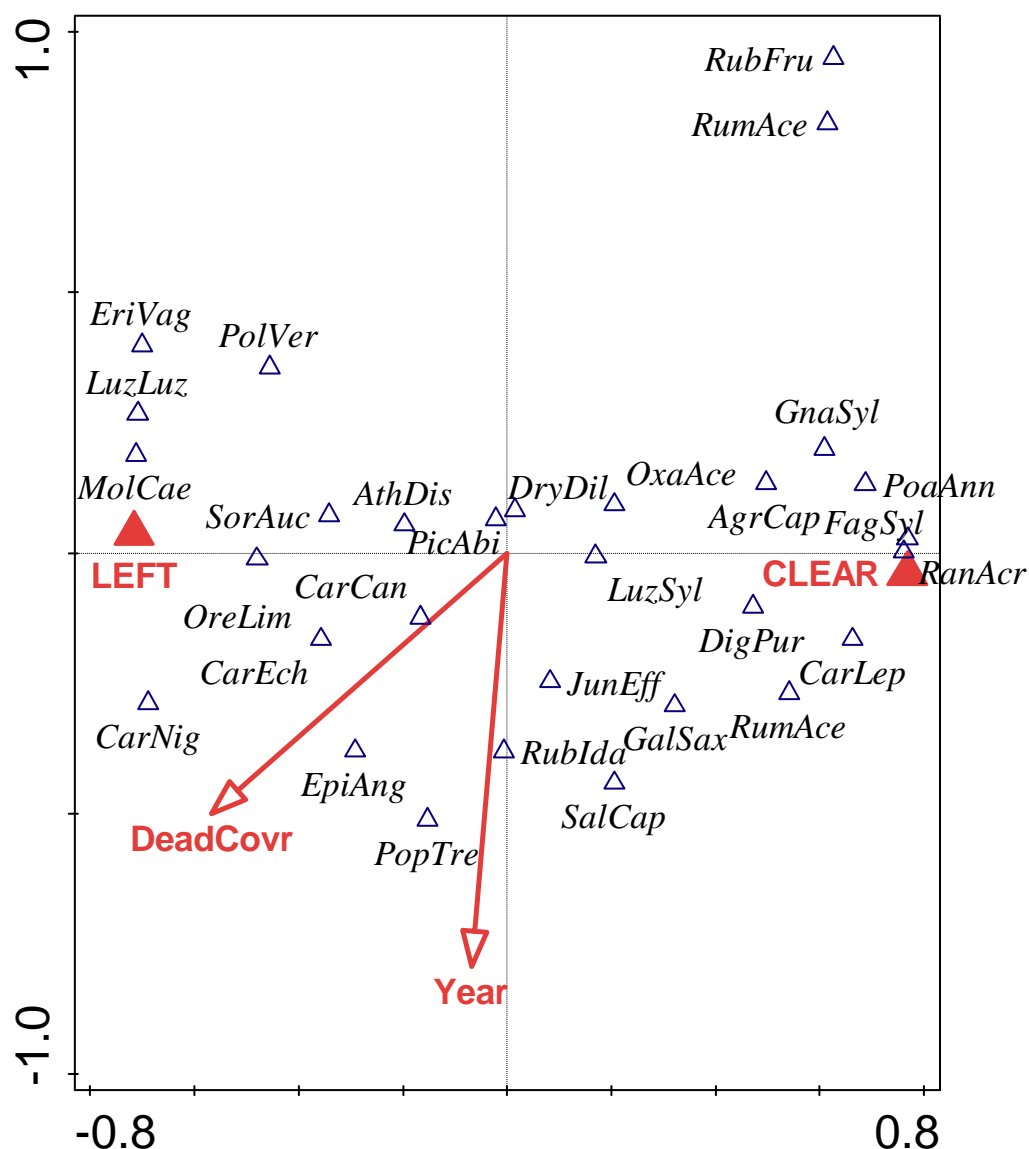
Nárůst *Calamagrostis villosa* mezi lety 2007 a 2010 byl čtyřikrát rychlejší na bezzásahových plochách oproti vyklizeným.

druh	nárůst pokryvnosti [%]
<i>Athyrium distentifolium</i>	58
<i>Betula pendula</i>	500
<i>Blechnum spicant</i>	63
<i>Calamagrostis villosa</i>	31
<i>Carex canescens</i>	25
<i>Carex echinata</i>	110
<i>Deschampsia flexuosa</i>	34
<i>Epilobium angustifolium</i>	170
<i>Rubus idaeus</i>	205
<i>Salix caprea</i>	800
<i>Sorbus aucuparia</i>	78
<i>Trientalis europaea</i>	833
<i>Vaccinium myrtillus</i>	14

druh	nárůst pokryvnosti [%]
<i>Athyrium distentifolium</i>	44
<i>Calamagrostis villosa</i>	7
<i>Carex canescens</i>	244
<i>Carex leporine</i>	154
<i>Deschampsia flexuosa</i>	53
<i>Fagus sylvatica</i>	23
<i>Luzula sylvatica</i>	57
<i>Maianthemum bifolium</i>	333
<i>Oxalis acetosella</i>	133
<i>Picea abies</i>	30
<i>Rubus idaeus</i>	440
<i>Rumex acetosella</i>	171
<i>Salix caprea</i>	700
<i>Trientalis europaea</i>	540

Obrázek 10: Levá tabulka ukazuje procentuální nárůst abundance druhů na bezzásahových plochách "LEFT". Tabulka vpravo ukazuje procentuální nárůst pokryvnosti druhů na vyklizených plochách "CLEARED". Data jsou z období mezi lety 2007 – 2010.

V plochách vyklizených “CLEAN” se ve větší abundanci objevily druhy typické pro narušená stanoviště (např. *Ranunculus acris*, *Veronica officinalis*, *Galeopsis bifida*, *Urtica dioica*, různé druhy ostružiníků). Naopak větší pokryvnosti druhů nenarušených smrčín (anpř. *Homogyne alpine*, *Athyrium distentifolium*, *Trientalis europaea*) a také druhy charakteristické pro podmáčené či rašelinné smrčiny byly ve vyšších abundancích zaznamenány v nevyklizených plochách “LEFT” (Obr. 11).



Obrázek 11: Některé druhy rostlin se vyskytují spíše na vyklizených plochách, jiné naopak v bezzásahových. Pro minimum z nich je zásadní množství mrtvého dřeva nebo doba od rozpadu stromového patra.

Metody mnohorozměrné statistiky (Tab. 5) ukázaly, že 6,3% variability druhové skladby v jednotlivých plochách vysvětluje typ managementu, vliv roku a pokryvnost mrtvého dřeva.

Tabulka 5: Výsledky CCA (Canonical Correspondent Analyses) a forward selection vybranných enviromentálních proměnných na druhovou skladbu ploch z datového souboru POLOM. Signifikantně průkazné hodnoty ($p < 0,05$) jsou vyznačeny tučně.

Method: CCA Total variation is 1.77152, explanatory variables account for 6.3% (adjusted explained variation is 5.3%)				
Summary Table:				
Statistic	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4
Eigenvalues	0,0692	0,0246	0,0174	0,2051
Explained variation (cum.)	3,90	5,30	6,28	17,86
Pseudo-canonical corr.	0,6393	0,4817	0,4332	0,0000
Explained fitted variation (cum.)	62,18	84,33	100,00	
Analysis 'Interactive-forward-selection-2', step 'Forward Selection'				
Forward Selection Results:				
Name	Explains %	Contribution %	pseudo-F	P
management	3,9	62,1	11,6	0,002
year	1,2	19,9	3,8	0,002
deadwood cover	1,1	18,1	3,4	0,002

7.2 Diskuze

Se vzrůstající nadmořskou výškou ubývá počet druhů (Lencová, 2015, Matějka, 2010). V datovém souboru BIOKLIM z NP Bavorský les se závislost mezi nadmořskou výškou a počtem druhů nepodařilo prokázat. Data o druhové skladbě vyšších rostlin byla sice pořízena na plochách nacházejících se na výškovém gradientu, ale výběr ploch byl zároveň specifikován podílem smrku ve stromovém patře, který byl na všech lokalitách dominantní dřevinou. Tímto předvýběrem ploch došlo pravděpodobně zároveň k výběru plochy s podobnou druhovou bohatostí vyšších rostlin. Porovnání výsledků je možné pouze při zachování stejných výchozích podmínek.

V obou datových souborech byla zřejmá vazba mezi bezzásahovým režimem a vyšší pokryvností mrtvého dřeva (Winter, 2015). Zároveň na bezzásahových plochách docházelo ke snížení pokryvnost smrku, což patrně souviselo s rozpadem stromového patra a snížením zastoupení smrku. To může svědčit o tom, že se les

postupně vrací do přirozené druhové skladby, která byla v minulosti uměle vedena do podoby smrkové monokultury (Šantrůčková & Vrba, 2010).

Při hodnocení neměl aplikovaný management podle dat z projektu BIOKLIM dopad na počet druhů. Vysvětlením může být obecně malý počet druhů na plochách, takže se změny neprojevíly statisticky významně. Druhou možností může být, že management nebyl příliš razantní, aby se výrazně proměnily stanovištní podmínky.

Mnohorozměrnou statistikou bylo v datovém souboru POLOM zjištěno, že na druhové variabilitě bylinného patra se z 6,3% podél typ managementu, vliv roku a pokryvnost mrtvého dřeva. Výškový gradient a přidružené faktory se mohou na variabilitě rostlin podílet až z 35% (Doležal & Štůrek, 2002). Pokud aplikovaný management má vliv na druhovou bohatost bylinného patra (srovnej Nováková & Edwards-Jonášová, 2015), pak záleží, které druhy jsou předmětem ochrany. Každý má totiž jinou ekologickou niku.

Po rozpadu stromového patra dochází k nárůstu počtu druhů (Matějka, 2007). To bylo analýzou dat POLOM potvrzeno, počet druhů totiž po disturbanci stoupal. Na narušených plochách nejprve přibýly druhy otevřených stanovišť *Carex leporina*, *Deschampsia cespitosa*, *Digitalis purpurea*, *Juncus filiformis* a *Populus tremula*. Až postupně dochází k ústupu některých lesních druhů jako *Galium saxatile* a *Rubus fruticosus*. Z dlouhodobějšího hlediska se skladba vrací do původního stavu (Winter, 2015). Zpoždění ve změnách struktury rostlinného společenstva je možné vysvětlit například tím, že většina horských druhů jsou vytrvalé rostliny, které pomalu reagují na změny prostředí.

8 Závěr

Nastolená otázka, zda management aplikovaný po velkoplošném rozpadu stromového patra ovlivňuje druhovou diverzitu cévnatých rostlin v horských smrčínách, byla analyzována jak v teoretické části, tak na datech z Národního parku Bavorský les. Lze shrnout, že biodiverzita bylinného patra v horských smrčínách ovlivněných disturbancí se vyvíjí na základě více faktorů a záleží na výchozím stavu jednotlivých proměnných.

Rozmanitost bylinného patra v horských smrčínách je relativně chudá oproti jiným typům lesních biotopů. Druhů ubývá s nadmořskou výškou, pokud sledujeme vegetační pásma lesa a není zařazeno příliš azonálních stanovišť. Plošný polom nebo velkoplošný rozpad stromového patra neznamena zánik patra bylinného. Jeho diverzita naopak několik let po disturbanci narůstá a časem se opět snižuje. Vliv konkrétního režimu péče není jednoznačný, záleží na jaké druhy se vztahuje ochranný záměr. Z publikovaných poznatků jasně vyplývá, že volba vhodného managementu je zásadní pro druhovou diverzitu bylinného patra stejně jako plocha rozpadajícího se dřeva.

9 Bibliography

- Agnoletti, M., & Santoro, A. (2015). Cultural values and sustainable forest management: the case of Europe. *Journal of Forest Research*, 20(5), 438-444.
- Australian Haritage Commission. (2002). *Austalian Natural Heritage Chrater*. Canberra: Australian Haritage Commission. Retrieved from <http://www.environment.gov.au/system/files/resources/56de3d0a-7301-47e2-8c7c-9e064627a1ae/files/australian-natural-heritage-charter.pdf>
- Bače, R., & Svoboda, M. (2014). *Management mrtvého dřeva v hospodářských lesích*. Praha: Certifikovaná metodika.
- Bässler, C., & Müller, J. (2010). Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodiella citrinella* Niemelä & Ryvarden. *Fungal Biology*, 114(1), 129-133.
- Bässler, C., Förster, B., Moning, C., & Müller, J. (2009, May). The BIOKLIM Project: Biodiversity Research between Climate Change and Wilding. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz*, 7, 21-34.
- Bässler, C., Müller, J., & Dziock, F. (2010, June). Detection of Climate - Sensitive Zones and identification od climate change indicators: A case study from The Bavarian Forest National Park. *Folia Geobotanica*, 45(2), 163-182.
- Bässler, C., Müller, J., Dziock, F., & Brandl, R. (2010). Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi. *Journal of Ecology*, 98(4), 822-832.
- Bässler, C., Müller, J., Hothorn, T., & Dziock, F. (2010). Estimation of the extinction risk for high-montane species as a consequence of global warming and assessment of their suitability as cross-taxon indicators. *Ecological Indicators*, 10(2), 341-352.
- Bláha, J., Romportl, D., & Křenová, Z. (2013). Can Natura 2000 mapping be used to zone the Šumava National Park? *European Journal of Environmental Sciences*, 3(1), 57-64.
- Boháč, J. (2000). *Biodiverzita a udržitelný rozvoj Šumavy. Příspěvek k modulu 2A5: Biodiverzita, udržitelný rozvoj horských oblastí. Ms., Č. Budějovice, 25p.* Retrieved from <http://www.infodatasys.cz/vav2003/sumava/biodiverzita-Sumava.pdf>
- Brázdil, R., Dobrovolný, P., Štekl, J., Kotyza, O., Valášek, H., & Jež, J. (2004). *History of weather and climate in the Czech Lands VI: Strong winds*. Brno: Masarykova Univerzita.
- Brütler, R., Angelstam, P., Ekelund, P., & Schlaepfer, R. (2004). Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological conservation*, 119(3), 305-318.
- Bůžková, R. (2015). *Územní ochrana přírody a soustava NATURA 2000: rigorózní práce*. Praha: vedoucí práce: JUDr. Martina Franková, Ph.D.
- Čížková, P., Svoboda, M., & Křenová, Z. (2011, vol. 17). Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava Nationl Park - the first results of the Biomonitoring project. *Silva Gabreta*, 17(1), 19-35.
- Divišová, M. (2010). *Vliv stanovištních podmínek na rozvoj kambiofágní fauny smrkových vývrátů: diplomová práce*. Brno: vedoucí diplomové práce: prof. Ing. E. Kula, Csc.
- Doležal, J., & Štůrek, M. (2002). Altitudinal changes in composition and structure of mountain-temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. *Plant Ecology*, 158(2), 201-221.

- Doležal, P., & Sehnal, F. (2007). Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology*, 131(1), 165-173.
- Dudley, N. (2008). *Guidelines for Applying Protected Area Management Categories*. Glang, Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Grodzki, W., Jakuš, R., Lajzová, E., Sitková, Z., Maczka, T., & Škvarenina, J. (2006). Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. *Annals of forest science*, 63(1), 55-61.
- Hédl, R., Roleček, J., Boublík, K., Douda, J., & Svoboda, M. (2009). *Prohlášení České botanické společnosti aneb deset témat pro českou lesnickou politiku*. Praha a Brno: Zprávy České botanické společnosti.
- Heurich, M. (2009). Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta*, 15(1), 49-66.
- Holec, J., & Beran, M. (2006). *Antrodiella citrinella* Niemelä et Ryvardeen. In H. J. M., *Červený seznam hub (makromycetů) České republiky* (p. 72). Praha: AOPK ČR.
- Chytrý, M., Kučera, T., & Kočí, M. (2001). *Katalog biotopů České republiky*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.
- Jelínek, J. (2005). *Od jihočeských pralesů k hospodářským lesům Šumavy*. Praha: Ministerstvo zemědělství České republiky, Úsek lesního hospodářství.
- Jonášová, M. (2013). Přírodní disturbance - klíčový faktor obnovy horských smrčín. *Živa*, 216 - 219.
- Jonášová, M., & Prach, K. (2004). Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23(1), 15-27.
- Kindlmann, P., Matějka, K., & Doležal, P. (2012). *Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody*. Praha: Univerzita Karlova v Praze. Karolinum.
- Kitching, R., Putland, D., Ashton, L., Laidlaw, M., Boulter, S., Christensen, H., & Lambkin, C. (2011). Detecting biodiversity changes along climatic gradients: the IBISCA-Queensland Project. *Memoirs of the Queensland Museum*, 52(2), 235 - 250.
- Kobler, J., Jandl, R., Dirnboeck, T., Mirtl, M., & Schindlbacher, A. (2015). Effects of stand patchiness due to windthrow and bark beetle abatement measures on soil CO₂ efflux and net ecosystem productivity of a managed temperate mountain forest. *European Journal of Forest Research*, 134(4), 683-692.
- Kolář, F., Matějů, J., Lučanová, M., Chlumská, Z., Černá, K., Prach, J., . . . Falteisek, L. (2012). *Ochrana přírody z pohledu biologa. Proč a jak chránit českou přírodu*. Praha: Dokořán, s.r.o.
- Kolektiv, a. (1998). díl XI Hédypathie - Hýždě. In K. autorů, *Ottův slovník naučný: illustrovaná encyklopedie obecných vědomostí* (p. 657). Praha: Ladislav Horáček - Paseka & Agro.
- Křenová, Z. (2008, prosinec 16). Národní park Šumava. *Ochrana přírody*.
- Křenová, Z., & Hruška, J. (2012). Proper zonation – an essential tool for the future conservation of the Šumava National Park. *European Journal of Environmental Sciences*, 2(1), 62-72.
- Křenová, Z., & Kiener, H. (2013). Europe's Wild Heart – still beating? Experiences from a new transboundary wilderness area in the middle of the old continent. *European Journal of Environmental Sciences*, 2(2), 115-124.

- Křenová, Z., & Vrba, J. (2014). Just how many obstacles are there to creating a National Park? A case study from the Šumava National Park. *European Journal of Environmental Sciences*, 4 (1), 30-36.
- Kubát, K., Hrouda, L., Chrtek, J. j., Kaplan, Z., Kirschner, J., & Štěpánek, J. (2002). *Klíč ke květeně České republiky*. Praha: Akademia.
- Langová, V. (2013). *Analýza růstu dřevin na lavinových svazích v Krkonoších: bakalářská práce*. České Budějovice: vedoucí práce: Mgr. Jan Altman.
- Lehnert, L., Bässler, C., Burton, P., & Müller, J. (2013). Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages. *Journal for Nature Conservation*, 21(2), 97-104.
- Lencová, K. (2015). *Statistické zpracování dat z projektu Biomonitoring lesních ekosystémů ponechaných samovolnému vývoji jednorozměrnou a mnohorozměrnou statistikou*. nepublikováno.
- Lepší, P., Lepší, M., Boublík, M., Štech, M., & Hans, V. (2013). *Červená kniha květeny jižní části Čech*. České Budějovice: Jihočeské muzeum v Českých Budějovicích.
- Lepšová, A., & Matějka, K. (2009). Mykocenologický výzkum lesních ekosystémů na příkladu výškového transektu Plechý (Šumava). *Příroda*, 28, 163-183.
- Matějka, K. (2007). Nové postupy pro hodnocení diversity společenstev (s příklady lesních ekosystémů). In E. Krizová, U. K., & eds, *Dynamika, stabilita a diverzita lesních ekosystémů* (161-170). Zvolen: Technická univerzita vo Zvolene.
- Matějka, K. (2010, jaro). Dynamika lesů na Šumavě II. Co pozorujeme. *Šumava*, 14-17.
- Matějka, K., Hruška, J., & Kindlmann, P. (2013). Jak má vypadat smyslupná zonace národního parku Šumava? *Živa*, 96 - 100.
- Miko, L., & Hošek, M. (2009). *Příroda a krajina České republiky. Zpráva o stavu 2009*. Praha: AOPK ČR.
- Moning, C., & Müller, J. (2009). Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and bird in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecological Indicators*, 5(9), 922-932.
- Moning, C., Werth, S., Dziok, F., Bässler, C., Bradtka, J., & Hothorn, T. (2009). Lichen diversity in temperate montane forests is influenced by forest structure more than climate. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 745-751.
- Moravcová, A. (2012). *Paleoekologie přirozených lesních disturbancí: bakalářská práce*. Praha: vedoucí bakalářské práce: Mgr. Petr Pokorný Ph.D.
- Müller, J., Bässler, C., Strätz, C., Klöcking, B., & Brandl, R. (2009). Molluscs and Climate Warming in a Low Mountain Range National Park. *Malacologia*, 51(1), 89-109.
- Müller, J., Bußler, H., Großner, M., Rettelbach, T., & Duelli, P. (2008). The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*, 17(12), 2979 - 3001.
- Müller, J., Noss, R. F., Bussler, H., & Brandl, R. (2010). Learning from a "benign neglect strategy" in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biological Conservation*, 143(11), 2559–2569.
- Národní park Šumava. (2016, března 30.). www.npsumava.cz/cz/1261/sekce/zakladni-udaje/. Retrieved from www.npsumava.cz/cz/1261/sekce/zakladni-udaje/
- Nilsson, S., Hedin, J., & Niklasson, M. (2001). Biodiversity and its Assessment in Boreal and Nemoral Forests. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16(S3), 10-26.

- Nováková, M., & Edwards-Jonášová, M. (2015, May 15). Restoration of Central-European mountain Norway spruce forest 15 years after and antropogenic disturbance. *Forest Ecology and management*, 344, 120-130.
- Pauli, H., Gottfried, M., Lamprecht, A., Neissner, S., Rumpf, S., Winkler, M., . . . Grabherr, G. (2015). *The Gloria field manual - standard Multi-Summit approach, supplementary methods and extra approaches. 5th edition*. Vídeň: GLORIA - Coordination, Austrian Academy of Science & University of Natural Resources and Life Sciences.
- Pöhlmann, R. (2011). *Bezzásahové zóny a zásahy: kůrovec v Národním parku Bavorský les: tisková zpráva*. Grafenau: Nationalpark Bayerischer Wald.
- Procházka, F., & Štěch, M. (2002). *Komentovaný černý a červený seznam cévnatých rostlin české Šumavy*. Vimperk: Správa NP a CHKO Šumava & Eko-Agency KOPR.
- Raabe, S., Müller, J., Manthey, M., Dürhammer, O., Teubere, U., Göttlein, A., . . . Bässler, C. (2010). Drivers of bryophyte diversity allow implications for forest management with a focus on climate change. *Forest ecology and Management*, 260(11), 1956–1964.
- Raffa, K., Aukema, B., Bentz, B., Carroll, A., Hicke, J., Turner, M., & Romme, W. (2008). Cross-scale Drivers of Natural Disturbances Prone to Anthropogenic Amplification: The Dynamics of Bark Beetle Eruptions. *BioScience*, 58(6), 501-517.
- Röder, J., Bässler, C., Brandl, R., & Müller, J. (2013). Arthropod species richness in the Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) canopy along an elevation gradient. *Forest Ecology and Management*, 259(8), 1513-1521.
- Rusek, J. (2001). Collembola of the Šumava National Park, Czech Republic. *Silva Gabreta*, 6, 157-164.
- Růžicková, J. (1998). Společenstvo vodního hmyzu v šumavských tocích s různým stupněm acidifikace. *Silva Gabreta*, 2, 199-209.
- Stanturf, J. A. (2015). *Restoration of Boreal and Temperate Forests, Second Edition. Vol. 13*. Florida: CRC Press.
- Sundseth, K. (2009). *NATURA 2000 Ochrana biodiversity Evropy*. Belgie: Evropská společnost.
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R., & Zenáhlíková, J. (2010). Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260(5), 707-714.
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T. A., Fraver, S., Rejzek, J., & Bače, R. (2012). Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 23(1), 86-97.
- Šantrůčková, H., & Vrba, J. e. (2010). *Co vyprávějí šumavské smrčiny. Průvodce lesními ekosystémy Šumavy*. Vimperk: Správa NP a CHKO Šumava.
- Štícha, V., Matějka, K., Bílek, L., Malík, K., & Vacek, S. (2013). Obnova smrkového lesa po gradaci lýkožrouta v národním parku Šumava. *Zprávy lesnického výzkumu*, 58, 131 - 137.
- Theurillat, J.-P., & Guisan, A. (2001). Potential Impact of Climate Change on Vegetation in The European Alps: A Review. *Climatic Change*, 50(1-2), 77-109.
- Tůma, L. (2014). *Vliv počasí a podnebí na kůrovcové kalamity na Šumavě: bakalářská práce*. Praha: vedoucí bakalářské práce: RNDr. Ivan Sládek, CSc.
- Turčáni, M. (2011). *Management lesa v souvislosti s gradací populace lýkožrouta smrkového na příkladu Šumavy*. Praha: [www.infodatasys.cz](http://infodatasys.cz). Retrieved from http://infodatasys.cz/sumava/typographus_110610.pdf

- Ulbrichová, I., Remeš, J., & Zahradník, D. (2006). Development of the spruce natural regeneration on mountain sites in the Šumava Mts. *Journal of forest science*, 52(10), 446 - 456.
- VLK, L. z. (n.d.). www.wolf.sk/sk/programy/zachranme-lesy/evolucne-lesy. (Lesoochráňnske zoskupenie VLK) Retrieved Březen 21, 2016, from www.wolf.sk: <http://www.wolf.sk/sk/programy/zachranme-lesy/evolucne-lesy>
- Vrška, T., Šamonil, P., Unar, P., Hort, L., Adam, D., Král, K., & Jandík, D. (2012). *Dynamika vývoje pralesovitých rezervací v České republice III. Šumava a Český les – Diana, Stožec, Boubínský prales, Milešický prales*. Praha: Academia.
- Wild, J., Neuhäuslová, Z., & Sofron, J. (2004). Changes of plant species composition in the Šumava spruce forests, SW Bohemia, since the 1970s. *Forest Ecology and Management*, 187(1), 117-132.
- Winter, M. A. (2015, February 15). Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. *Forest Ecology and Management*, 338, 32-45.
- Wölfl, M., Bufka, L., Červený, J., Koubek, P., Heurich, M., Habel, H., & al., e. (2001). Distribution and status of lynx in the border region between Czech Republic, Germany and Austria. *Acta theriologica*, 46(2), 181-194.
- Zelený, J. (2004). Neuropteroidea a Mecoptera Šumavy. *Aktuality Šumavského Výzkumu II*, 202-205.
- Zenáhlíková, J., Svoboda, M., & Wild, J. (2011). Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava. *Silva Gabreta*, 17(1), 37-54.

9.1 Zdroje ilustrací:

Obr.1: vlastní fotografie

Obr.2: Bässler, C., Förster, B., Moning, C., & Müller, J. (2009, May). The BIOKLIM Project: Biodiversity Research between Climate Change and Wilding. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz*, pp. 21-34.

Obr. 3 – 11: výsledky statistického zpracování

Tab. 1 – 5: výsledky statistického zpracování